FOR THE PEOPLE
FOR EDVCATION
FOR SCIENCE

LIBRARY
OF
THE AMERICAN MUSEUM
OF
NATURAL HISTORY

GEGENBAURS
MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH.

59:06(43)N
+X

EINE ZEITSCHRIFT

FÜR

ANATOMIE UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTE.

HERAUSGEGEBEN

VON

GEORG RUGE
PROFESSOR IN ZÜRICH.

ZWEIUNDDREISSIGSTER BAND.

MIT 16 TAFELN UND 154 FIGUREN IM TEXT.

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1904.

105.21194. Aug 18.

Inhalt des zweiunddreissigsten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben am 17. November 1903.

Seite

Morphologie des M. adductor magnus und Adduktorenschlitz beim Menschen. Von A. Bühler. (Mit 16 Figuren im Text.) 1

Morphologische Studien über Kloake und Phallus der Amnioten. (1. Fortsetzung.) Von Albert Fleischmann. 21

VI. Kloake und Phallus des Schafes und Schweines. Von Johannes Schwarztrauber. (Mit Taf. I—III.) 23

VII. Historisch-kritische Betrachtungen. Von A. Fleischmann. (Mit 17 Fig. im Text.) 58

VIII. Die Stilistik des Urodäums. Von A. Fleischmann. 97

Gestaltung und Klassifikation der Geweihe des Edelhirsches, nebst einem Anhange über die Stärke der Karpathenhirsche und die zwei Rassen derselben. Von Eugen Botezat. (Mit Taf. IV u. einer Fig. im Text.) 104

Zweites Heft.

Ausgegeben am 29. Juli 1904.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Kiefergelenks. Von Knut Kjellberg. (Mit 8 Figuren im Text.) 159

Über eine Anastomose zwischen den Stämmen der Art. coeliaca und der Art. mesenterica superior. Von A. Bühler. (Mit einer Fig. im Text.) 185

Varietät der ersten fünf Intercostalarterien. Von A. Bühler. (Mit einer Fig. im Text.) 189

Die Hypochorda bei *Salamandra maculosa*. Von Ad. Reinhardt. (Mit Taf. V u. VI.) 195

Das Skelett der Hinterextremität von *Dipus aegyptius* (Hempr. et Ehrbg.). Von Alfred Schumann. (Mit Taf. VII u. VIII) 232

Beiträge zur Kenntnis des feineren Baues des Zentralnervensystems der Ungulaten. Von Hermann Dexler. (Mit 46 Fig. im Text.) 288

Drittes Heft.

Ausgegeben am 23. August 1904.

Seite

Beobachtungen am Ovarialei der Monascidie *Cynthia microcosmus*. Von H. Bluntschli. (Mit Taf. IX u. X sowie 5 Abbildungen im Text.) 391

Das Kopfskelett der Amnioten. Morphogenetische Studien. Von A. Fleischmann. (1. Fortsetzung.) 451

III. Das Cribrum der Säugetiere. Von W. Blendinger. (Mit Taf. XI u. XII u. 6 Fig. im Text.) 452

IV. Historisch-kritische Betrachtungen. Von A. Fleischmann. (Mit 5 Fig. im Text.) 479

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Leibeshöhle und der Genitalanlage bei den Salmoniden. Von U. Böhi. (Mit Taf. XIII u. 37 Fig. im Text.) 505

Viertes Heft.

Ausgegeben am 25. Oktober 1904.

Über einige Muskelvarietäten, den Pectoralis major, Latissimus dorsi und Achselbogen betreffend. Von Böse. (Mit 11 Fig. im Text.) 587

Untersuchungen über das Gehirn und die Kopfnerven von *Cyclothone acclinidens*. Von August Gierse. (Mit Taf. XIV—XVI.) 602

Morphologie des M. adductor magnus und Adduktorenschlitz beim Menschen.

Von

Dr. A. Bühler.

(*Aus dem anatomischen Institut der Universität Zürich.*)

Mit 16 Figuren im Text.

Der menschliche Körper weist eine Anzahl von Muskeln auf, die von zwei Nerven aus ganz verschiedenen Gebieten versorgt werden. Diese Tatsache berechtigt zu der Annahme, daß solche Muskeln aus getrennten Anlagen abgeleitet werden müssen, und erst durch nachträgliche Verschmelzung im Verlauf der phylogenetischen Entwicklung einen einheitlichen Charakter angenommen haben. Es gelang mir vor kurzem, für den M. extensor interosseus der Hand den Nachweis zu leisten, daß er aus einer Vereinigung von Resten der tiefen Extensorengruppe der Finger und aus abgespaltenen Teilen der Interossei entstanden ist (3). Erstere gehören zum Gebiet des N. radialis, letztere zu dem des N. ulnaris, was sich nach der Verschmelzung noch in der doppelten Innervation zeigt.

Ein anderer beim Menschen diploneurer Muskel ist bekanntlich der M. adductor magnus, der in der Regel außer von einem Ast des N. obturatorius auch noch von einem Zweig des N. ischiadicus versorgt wird. Zugleich ist dieser Muskel an seiner Insertion in zwei Abschnitte getrennt, einem lateralen zur Linea aspera und einem medialen zum Epicondylus medialis femoris. Es zeigt sich, daß der N. ischiadicus nur zur medialen Portion Fasern abgibt. Die beiden Teile des Muskels werden an der Insertion geschieden durch den Adduktorenschlitz mit der Art. poplitea.

Diese Tatsachen, verbunden mit einem genauen Studium der betreffenden Verhältnisse bei Primaten, haben G. Ruge (12) veranlaßt, die mediale Adduktorenportion von der Flexorengruppe des Oberschenkels abzuleiten, und demgemäß den Adduktorenschlitz als einen Canalis adductorio-flexorius hinzustellen. Nach Ruge spricht hierfür das Verhalten des Muskels beim Menschen selbst: Schon am Ursprung des Muskels trennt eine starke Sehne eine vordere mediale Portion, deren Fasern sich an die Adduktorensehne begeben, von der lateralen Portion, die an der Linea aspera inseriert (vgl. Gegenbaur, 1892). Daß nur bei der Innervation der ersten der N. ischiadicus mitbeteiligt ist, wurde oben schon gesagt. Diese am Menschen selbst gewonnenen Anhaltspunkte werden gestützt durch die Vergleichung mit verwandten Tierformen, welche Ruge aus der Literatur und aus eignen Beobachtungen beibringt. Danach werden bei Gorilla (nach Eisler (4) und bei Hylobates (nach Kohlbrugge (8) gerade diejenigen Muskelbündel des Adductor magnus vom Ischiadicus versorgt, die medial von der A. poplitea zum Femurende ziehen. Wie schon bei Hylobates agilis und syndactylus die beiden Adduktorportionen selbständig auftreten, so erscheint bei niederen Primaten die Pars condyloidea des Muskels als ein besonderer, der Ischiadicusgruppe zugehöriger Muskel. [Bischoff (2), Macalister (11), Testut (14), Ruge (12) u. a., angeführt bei Ruge l. c.].

Trotzdem ist der Ansicht von Ruge gerade von Eisler (5) widersprochen worden: »Der Durchlaß der A. und V. femoralis nach der Kniekehle ist ein Adduktorenschlitz, kein Canalis adductorio-flexorius (Ruge).« Es ergibt sich aus Eislers Abhandlung keineswegs, worauf er diesen Satz gründet; auf eigne Beobachtungen an einer ausreichenden Serie von Primaten sicher nicht und ebensowenig auf Daten aus der Literatur, denn sonst wäre sein Urteil wohl etwas anders ausgefallen. Eislers Ansicht ist in einem Referat der »Jahresberichte« durch v. Bardeleben (1) übernommen worden: der Bemerkung, daß Kohlbrugge den Ischiadicusteil des Adductor magnus als ursprünglich zum Semimembranosus gehörig ansieht, fügt er bei: »beim Mensch ist dies doch wohl anders«.

Für einen neuen Bearbeiter dieser Fragen ergibt sich demnach die Aufgabe, festzustellen, erstens ob Ruge recht hat mit der Behauptung, daß die Kondylenportion des Adductor magnus morphologisch als Flexor aufzufassen ist, und zweitens wie event. eine Verschmelzung der beiden Muskelabschnitte vor sich gegangen ist und zu welchem Resultat sie führt.

Es ist aus der Veterinär-Anatomie längst bekannt, daß bei den Haussäugetieren diejenigen Muskeln, welche der Flexorengruppe am Oberschenkel des Menschen homolog sind, außer am Unterschenkel auch am Femur direkt oder indirekt sich ansetzen. Das gilt speziell für den als Semimembranosus bezeichneten Muskel, der entweder wie beim Pferd, einheitlich fleischig am distalen Femurende und dem Lig. collat. mediale inseriert, oder wie bei Wiederkäuern, Schwein und Karnivoren in zwei Abschnitte getrennt an Tibia und Epicondylus medialis femoris geht. Die beiden Portionen werden durch gemeinsamen Ursprung und gleiche Innervation als zusammengehörend gekennzeichnet (vgl. Ellenberger & Mueller: Handbuch (6).

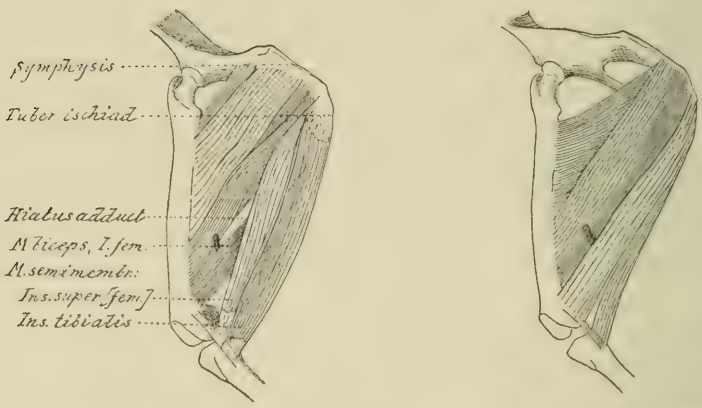
Eingehende Beobachtungen über das Verhalten des M. semimembranosus bei verschiedenen Insektivoren, Karnivoren und Primaten stammen von W. Leche (10). Bei diesen Tieren zerfällt der Semimembranosus in zwei Abteilungen, den eigentlichen Semimembranosus und den medial davor gelegenen Präsemimembranosus. Beide erhalten vom Ischiadicus einen gemeinschaftlichen Nerv. Sie sind untereinander eng verschmolzen bei Tupaja, deutlicher getrennt bei Erinaceus, Centetes u. a. Während der Semimembranosus selbst immer an der Tibia inseriert, zeigt sich bei Verfolgung der Reihe für den Präsemimembranosus ein proximales Hinaufrücken der Insertion von der Tibia (Centetes) auf den Femur (Felis-Talpa-Primaten). Leche folgert daraus: »Aus der Differenzierung eines, vom N. ischiadicus innervierten Muskels gehen zwei Beugemuskeln hervor: der M. präsemimembranosus löst sich allmählich vom M. semimembranosus s. str. ab, und beide inserieren als völlig freie Muskeln, der erstere vordere am Oberschenkel, der letztere, hintere am Unterschenkel. Dann tritt der Präsemimembranosus in nähere Beziehung mit einem vom N. obturatorius innervierten Adduktor, ohne anfänglich mit ihm zu verschmelzen, was erst beim Menschen geschieht, wodurch ein von zwei verschiedenen Nerven versorgter M. adductor magnus entsteht.«

Um über diese Verhältnisse eine eigne Anschauung zu gewinnen, und um anderseits die Angaben von Leche zu erweitern, habe ich eine Anzahl von Tieren daraufhin präparatorisch untersucht. Die angeführten Primaten wurden mir von Herrn Professor Dr. G. Ruge gütigst zur Verfügung gestellt.

Cavia cobaya (Fig. 1). Vom Tuber ischiadicum entspringt mit flacher Aponeurose ventral vom M. semitendinosus ein kräftiger

Muskel, der seinen Nerven vom Ischiadicus erhält. In seinem Verlauf trennt er sich unvollständig in zwei Teile, von welchen der eine, gedeckt vom Lig. collaterale tibiale, kurzsehnig an der Tibia, der andre ebenso am genannten Band selbst inseriert. Ein Adductor magnus, in mehrere Abschnitte zerfallend, setzt sich an der Linea aspera femoris fest, ohne den Gelenkhöcker zu erreichen. In seiner distalen Verlängerung bleibt für einen besonderen Kopf des Biceps Raum zur Insertion. Die Art. poplitea, hier ein unbedeutender Ast der A. femoralis, tritt zwischen diesem Bicepskopf und dem Adductor magnus auf die Rückseite des Oberschenkels; es besteht also bei Cavia tatsächlich ein Canalis adductorio-flexorius.

Fig. 1. Fig. 2.



Cavia cobaya. *Felis domesticus*, neugeboren.

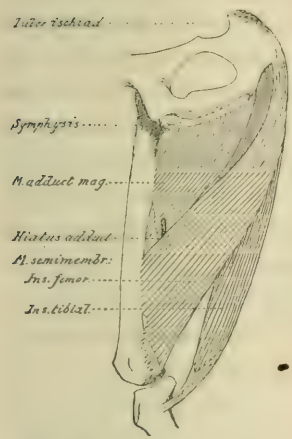
Oberschenkel von vorn medial. M. adductor magnus und M. semimembranosus.

Felis domesticus (Fig. 2). Der M. semimembranosus ist ganz ähnlich ausgebildet, wie beim Meerschweinchen. Sein Ursprung ist fleischig an der ventralen Seite des Sitzhöckers; anfangs einheitlich spaltet er sich in der Mitte des Oberschenkels in zwei Portionen, die getrennt, eine an der Tibia, die andre am Lig. coll. mediale und am Epicondylus femoris endigen. Der Adductor magnus, auch hier in mehrere Teile zerfallend, wird an seinem unteren Rand vom Semimembranosus bedeckt, und inseriert an der hinteren Seite des Oberschenkelknochens bis nahe am Gelenkhöcker. Zwischen ihm und dem Femurteil des Semimembranosus (=Präsemimembranosus Leches) liegt die A. poplitea.

Macacus cynomolgus (Fig. 3). Der dem Semimembranosus der Katze entsprechende Muskel nimmt seinen Ursprung muskulös von

den kaudalen ventralen Partien des Tuber ischiadicum. Seine beiden Teile lassen sich anfänglich nicht trennen, divergieren aber gegen das Knie hin. Eine mediale, hintere Portion inseriert mit schöner Sehne gedeckt vom innern Seitenband des Gelenks am Margo infraglenoidalis tibiae; die andre etwas stärkere Portion bleibt fleischig bis zu ihrem breiten Ansatz, der sich auf der innern Seite des Femurs ausdehnt vom Epicondylus bis in das mittlere Drittel hinauf. Dieser Muskelabschnitt deckt einen großen Teil der tieferen Portion des M. adductor magnus zu, von welchem er übrigens vollkommen deutlich getrennt ist. Zwischen beiden tritt die gut entwickelte A. poplitea nach hinten.

Fig. 3.

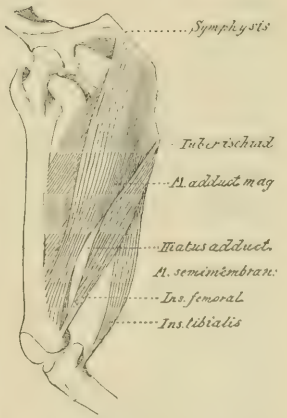


Macacus cynomolgus.
Oberschenkel von medial.
M. adductor magnus und semimembranosus.

Fig. 4.

Inuus nemestrinus.
Oberschenkel von vorn medial, M. adductor magnus und M. semimembranosus.

Fig. 5.



Cynocephalus hamadryas.

Inuus nemestrinus (Fig. 4). Die Verhältnisse sind ganz ähnlich wie bei Macacus. Die Trennung der tibialen und der femoralen Ansatzportion des Semimembranosus reicht höher hinauf, und die Insertion am Femur beschränkt sich auf einen kleineren Teil dieses Knochens in der Umgebung des innern Gelenkknorrens. Die Anlagerung der vorderen medialen Portion des Muskels an den Adductor magnus ist hier enger ohne den selbständigen Charakter beider zu beeinträchtigen. Auch bei Inuus verläuft zwischen beiden die kräftige A. poplitea.

Cynocephalus hamadryas (Fig. 5). Die Trennung der tibialen und der femoralen Portionen des Semimembranosus ist weiter fortgeschritten, so daß die Spaltung beider bis zum Tuber leicht gelingt.

Dafür hat die Verbindung des Kondylenteils mit dem Adductor magnus an Festigkeit gewonnen, und eine glatte Isolierung ist unmöglich geworden. Die Semimembranosus-Insertion am Oberschenkel ist zur langen, runden Sehne geworden und begrenzt zusammen mit dem Adduktor den Kanal für die A. poplitea. Trotz der beginnenden Verschmelzung ist die Innervation für den Adduktor und den Präsemimembranosus Leches vollkommen getrennt, indem ersterer ausschließlich vom N. obturatorius, letzterer vom Ischiadicus aus versorgt wird. Nebenbei sei noch darauf hingewiesen, daß bei Cynocephalus — und ähnlich ist es bei Macacus — der Ursprung des großen Adduktors am Schambein bis über die Mitte der Symphyse heraufreicht, und dadurch einen Teil des Foramen obturatum verdeckt.

Aus dem Gesagten erhellt, daß in der Reihe der aufgeführten Tiere in den Beziehungen des Adductor magnus und des medialen Flexors, den wir als Semimembranosus zu bezeichnen pflegen, die gleichen phylogenetischen Veränderungen sich ergeben, wie sie von Leche an seinem Material konstatiert werden konnten. Auch ich finde, daß sich an diesem Flexor im Lauf der Stammesentwicklung eine Sonderung in zwei Teile vollzieht, von welchen der eine, selbständig bleibend, die ursprüngliche Insertion am Unterschenkel beibehält, die andre, ihren Ansatz auf das Femur verlegend, eine Verschmelzung mit der tiefen Adduktorengruppe eingeht. Der ältere Zustand wird auch in späteren Entwicklungsstufen deutlich erkennbar aus dem Verhalten der Nerven; denn der ursprüngliche Flexor behält stets seine Innervation durch einen Ast des Ischiadicus, denselben, der auch den M. semimembranosus im engern Sinne versorgt.

Als zweifelloses Ergebnis zeigt sich bei all diesen Tieren auch, daß die Art. poplitea tatsächlich in einem Canalis adductorio-flexorius verläuft. Es finden also hierbei in allen Teilen die Angaben von Ruge ihre Bestätigung.

Welchen Weg nimmt nun der geschilderte Entwicklungsgang weiter bis zum Menschen? Schon die Befunde beim Mantelpavian stehen den menschlichen Verhältnissen sehr nahe; wie sich später zeigen wird, sind Zustände wie die eben geschilderten beim Menschen keine Seltenheit. Eine direkte Überleitung bilden indessen die Beobachtungen von Kohlbrugge bei Hylobatiden. Bei diesem Genus wird der sog. Adduktorenkanal, nach oben begrenzt von demjenigen Teil des Adductor magnus, der vom N. obturatorius versorgt wird, und distalwärts von einem Muskel, der seiner Innervation nach zur Ischiadicusgruppe zu rechnen ist. »Der Muskel liegt hinter dem

Adductor magnus (portio nervi obturat.), ist aber mit demselben bei H. agilis und syndactylus nicht verwachsen. Bei H. leuciscus waren beide Muskeln untrennbar vereinigt. Er geht in eine schmale Sehne über, die an dem distalen Sechstel des Femur bis an den Condylus internus inserirt.« Eine Verbindung mit dem Semimembranosus scheint nicht zu bestehen; wenigstens wird eine solche von Koehlbrugge nicht erwähnt.

Daß beim Menschen ganz analoge Zustände vorkommen, wird niemand, der auf dem Präpariersaal danach sucht, entgehen können. Ich verweise in dieser Beziehung auf Figur 6, S. 9. Es handelt sich dort um einen Adductor magnus der aus zwei vollständig getrennten Portionen besteht, die auch von verschiedenen Nerven versorgt werden: der Ischiadicusteil, der für sich allein die Sehne zum Epicondylus bildet, begrenzt den Hiatus adductorius auf dessen medialer Seite, während lateral von der A. poplitea der Femurknochen und die Pars obturatoria des Muskels liegt. Lehnt sich dieser Befund an die Verhältnisse an, wie sie bei Hylobates agilis und syndactylus und bei niederen Primaten vorkommen, so ahmt Hylobates leuciscus und nach Duvernoy auch etwa der Gorilla durch die Verschmelzung des Präsemimembranosus mit Obturatoriusteil des Adductor magnus den Menschen nach.

Aus all diesen Ausführungen ergibt sich demnach mit Notwendigkeit der Schluß, daß derjenige Teil des menschlichen Adductor magnus, der vom R. semimembranosus des Ischiadicus aus versorgt wird, homolog ist dem M. präsemimembranosus Leches bei andern Säugetieren, d. h. einem Muskel, der, zur Flexorengruppe gehörig, sich vom späteren M. semimembranosus s. str. abgelöst und dem Adduktor beigesellt hat. Sollte es sich weiterhin zeigen, daß sich diesem Muskel beim Menschen Züge andrer Provenienz beigemischt haben, so kann das an obiger Feststellung nichts ändern.

Wie einleitend bemerkt wurde, und wie es ja überhaupt schon lange bekannt ist, geht gerade diese Portion mit der Adduktorensehne zum Epicondylus medialis, ja sie stellt auch beim Menschen dann und wann für sich allein diese Sehnenportion dar. Der Hiatus adductorius des Menschen ist also morphologisch ein Canalis adductorio-flexorius, wie dies der Fall ist bei den übrigen Säugetieren. Diese Angabe von Ruge bleibt demnach zu Recht bestehen.

Die Feststellung, zu der wir im ersten Abschnitt gelangt sind, führt weiter dahin, zu untersuchen, ob sich beim Menschen ein

weiteres Fortschreiten des Verschmelzungsprozesses eines Abkömmlings der Flexoren mit dem großen Adduktor des Oberschenkel zeigt. Es ist das a priori wahrscheinlich; denn wie Ruge an Hand der mannigfachen Varietäten der Art. femoralis gezeigt hat, ist gerade beim Menschen die Ausbildung der unteren Extremität noch keineswegs konsolidiert, sondern im Gegenteil in einer morphologischen Entwicklungsperiode begriffen. Und in der Tat wechseln, wie sich leicht beobachten läßt, speziell die Verhältnisse des M. adductor magnus von Individuum zu Individuum ja zwischen den beiden Extremitäten desselben Menschen in ganz erheblichem Maße.

In den letzten Jahren habe ich auf dem Präpariersaal in Zürich, der mit Material gut versehen ist, die verschiedenen Varietäten dieses Muskels gesammelt. Diese Beobachtungen haben mir gezeigt, daß sich aus den vorkommenden Zuständen ungezwungen eine kontinuierliche Reihe ergibt, aus der im folgenden die Haupttypen geschildert werden sollen.

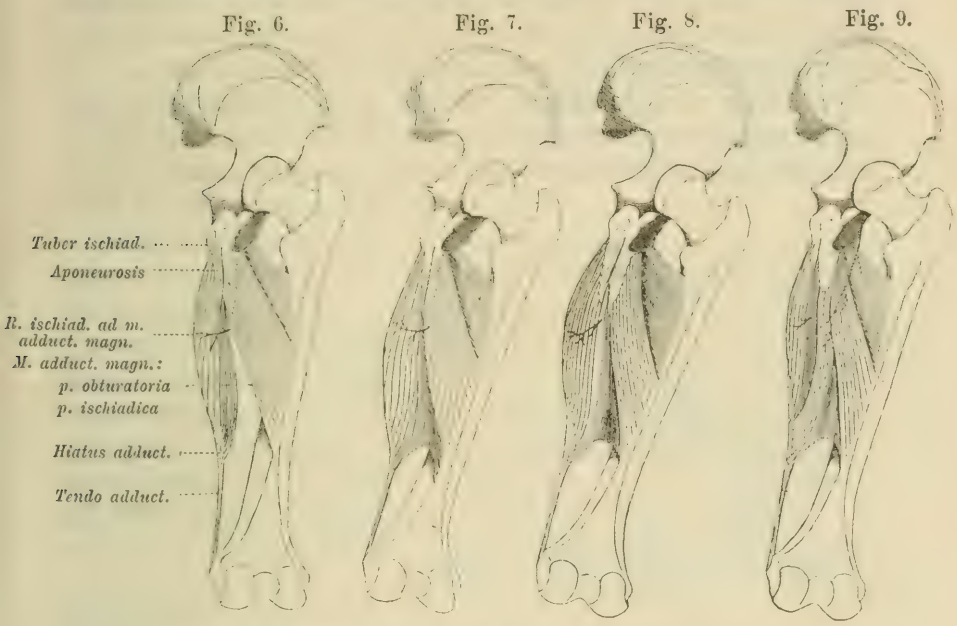
Daraus, daß Präpariersaalmaterial zur Untersuchung kam, ergibt sich von selbst, daß nicht alle Befunde gleichwertig sein konnten, weil speziell an Muskelpräparaten die Nerven allzu rasch weggeschnitten worden waren, bevor ich sie in die Hand bekam. Doch fanden sich unter den mehr als hundert Einzelbeobachtungen immerhin eine ausreichende Zahl von sichern Daten, um die daraus gezogenen Schlüsse genügend zu fundieren.

Noch ein Wort über die beigegebenen Illustrationen. Wie in einer früheren (3) Arbeit wurden auch diesmal die Befunde in Skelettschemata eingetragen, die in diesem Fall aus dem Atlas von Toldt kombiniert wurden. Nach diesen Aufzeichnungen und unter neuerlicher Kontrolle durch die Präparate selbst und an Hand der Notizen sind die Textfiguren ausgeführt worden. Zur bessern Übersicht sind die Figuren 6, 7 und 14, die nach linken Schenkeln aufgenommen worden sind, hier spiegelbildlich wiedergegeben, so daß sie als rechte Extremitäten erscheinen. Die getreue Darstellung alles wesentlichen wird natürlich durch den Umstand, daß der abgebildete Zustand zufällig einer Extremität der andern Seite angehörte, in keiner Weise beeinträchtigt.

Aus den Ausführungen im ersten Abschnitt hat sich ergeben, daß von den mannigfaltigen Variationen des M. adductor magnus diejenigen Formen die ursprünglichsten sind, bei welchen dessen Ischiadicusportion möglichst selbständig auftritt, und für sich allein die Sehne zum Epicondylus bildet. Dieser Zustand wird also den

Ausgangspunkt für die Beurteilung der übrigen Formen bilden müssen.

Fig. 6 illustriert eine solche Varietät. Der abgebildete Zustand ist in dieser reinen Form nicht eben häufig. Die beiden Abschnitte des Adductor magnus lagen in dem abgebildeten Präparat dicht aneinander, ließen sich aber mit Leichtigkeit stumpf ohne Verletzung von Muskelfasern bis zum Ursprung trennen. Die Ischiadicusportion

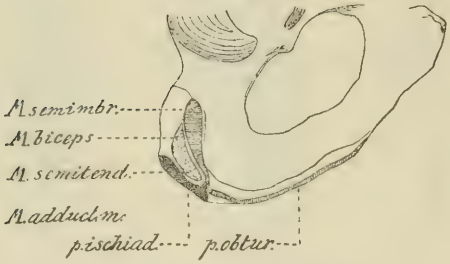


Oberschenkel vom Menschen; Dorsalseite.
Verschiedene Zustände von Verbindung beider Portionen des M. adductor magnus.

entspringt am unteren Teile des Sitzhöckers nahe an dessen medialer Kante. Die hinteren, lateralen Muskelbündel gehen von einer Sehnenplatte aus, die sich zwischen sie und die Obturatoriusportion einschiebt, die medialen reichen direkt bis zum Sitzknochen. Die ersteren gehen an der Insertionssehne weiter nach abwärts als die letzteren und umfassen dieselbe von hinten her. Die Sehne legt sich fest an den Vastus medialis ohne mit ihm zu verschmelzen; eine Verbindung mit dem Adductor longus war nicht nachzuweisen. Der Adductor magnus, soweit er vom N. obturatorius versorgt wird, entspringt am Sitzbein vom Tuber an nach vorn. Die hintersten Muskelfasern nehmen ihren Ursprung von einer Sehnenfläche, die sich eng der Aponeurose der Ischiadicusportion anschmiegt.

Eine Übersicht der Ursprünge des Adductor magnus und der Flexoren gibt Fig. 10 von einem ähnlichen Präparat, wie es in Fig. 6 dargestellt ist. Das Bild zeigt das Os ischii von hinten lateral mit den angrenzenden Knochen und den Ursprungsflächen der betreffenden Muskeln. Am weitesten lateral nach oben erstreckt sich die Aponeurose des M. semimembranosus, die sich so direkt dem Quadratus femoris und dem Gemellus inferior anschließt. Medial abwärts folgen die vereinigten Ursprünge von Biceps longus und Semitendinosus, und selbständig, noch auf die mediale Seite des Sitzknorrens übergreifend, der Ischiadicusteil des Adductor magnus. Die Obturatoriusportion desselben Muskels entspringt mit deutlichem Zwischenraum am unteren Sitzbeinast an dessen medialer Kante. In der Abbildung ist eine Verbindung der Ursprungsfelder des Adductor p. ischiad. und des Semimembranosus zu sehen. Dieselbe besteht aus einer dünnen, flachen Sehne und läßt sich bei vielen Präparaten nachweisen. Es dokumentiert sich darin eine Zusammengehörigkeit beider Muskeln, wie sie ja bei andern Säugetieren in weit höherem Maße besteht.

Fig. 10.



Sitzbein vom Menschen; laterale Seite. Ursprungsfelder der Flexoren und des M. adductor magnus.

Auch in andrer Beziehung läßt sich beim Menschen eine Verschiebung der Muskelursprünge wahrnehmen: Noch bei niederen Affen liegt die Ansatzfläche des Semimembranosus unterhalb, d. h. kaudal vom Ursprung des Semitendinosus und etwas medial davon, ungefähr da, wo hier die schmale Sehnenbrücke sich befindet; zugleich ist dort der Muskel vom Tuber an fleischig. Sie schließt sich kaudal und lateral an den M. präsemimembranosus an, beginnt aber schon, z. B. bei Cynocephalus sich auf der äußern Seite des Sitzhöckers dorsal aufwärts auszudehnen. Die extreme Streckung des Oberschenkels im Hüftgelenk, verbunden mit der Aufrichtung des Beckens bedingen es, daß die Ursprünge der Beugemuskeln aneinander gepreßt werden. Die Folge davon ist die enge Verschmelzung des Biceps mit dem Semitendinosus (die übrigens schon bei Primaten vorkommt). Diese beiden Muskeln legen sich auf den Semimembranosus, der, eingezwängt zwischen sie und die Adduktoren gezwungen

wird, die bekannte halbhäutige Form anzunehmen; gleichzeitig wird sein Ursprung lateral aufwärts gedrängt, und von der früher zu ihm gehörenden Portion des Adduktor getrennt. So erklärt sich ungezwungen das Bild der Muskelansätze, wie es Fig. 10 bietet. Eine weitere Folge des gleichen Prozesses ist es, wenn sich Semimembranosus und Pars ischiadica musculi adduct. magni vollständig voneinander lösen, und letzterer mit der P. obtur. adduct. m. untrennbar sich verlötet.

Wir sehen also in diesem Entwicklungsgang nichts andres als eine Fortsetzung dessen, was sich schon bei tiefer stehenden Tierformen vorbereitete. Die veränderte Aufgabe und Stellung der Hintergliedmaßen des Menschen veranlaßte eine Beschleunigung des Prozesses, der übrigens, wie die vielen Varietäten beweisen, noch keineswegs zum Abschluß gelangt ist.

Die Figg. 6—9 bringen einige der Formen zur Anschauung, unter welchen sich die Verschmelzung der beiden Adduktorportionen beim Menschen vollzieht. War in dem Präparat von Fig. 6 die Trennung noch eine totale, so schlägt sich in Fig. 7 eine dünne sehnig-fascienartige Brücke von der Adduktorensehne hinüber zur Linea aspera und verbindet sich dort mit den Insertionsfasern der P. obtur. adduct. mag. An diesen Sehnenbogen gelangen kleine Bündel der letzteren Portion. Gleichzeitig sind die beiden Muskelabschnitte auch proximal fester verbunden; eine Trennung gelingt zwar noch glatt auf der dorsalen Seite, im Bereich der Ursprungssehnenplatte sogar bis zum Knochen, aber nicht mehr in den ventralen Partien.

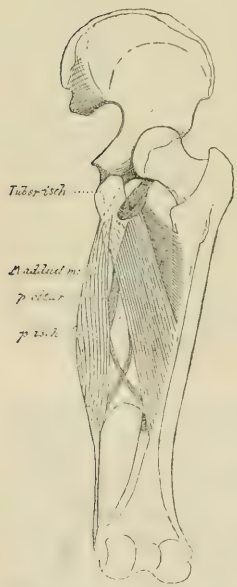
Unter Vermittlung des beschriebenen Sehnenbogens erreichen Züge der Obturatoriusportion den Anschluß an die Adduktorensehne. Werden diese größer und selbständiger, so erhalten sie eine Form, wie sie in Fig. 9 dargestellt ist. Die Scheidung der beiden Muskelabschnitte ist auch da ausgeprägt, schärfer noch als in der vorausgehenden Abbildung, und reicht, folgend der Ursprungsaponeurose bis zum Tuber ischii. Das feine Sehnenblatt, das proximal den Adduktorenschlitz begrenzt, das sich mit seinem lateralen Ende auch mit Adductor longus und Vastus medialis verbindet, besteht hier in gleicher Weise; es erhält auch hier Fasern der Pars obturatoria. Ein starkes Bündel der genannten Fasern hat größere Selbständigkeit erlangt und inseriert gesondert an der lateralen Fläche der Endsehne, distal von der Ischiadicusportion.

Diese verbindende Muskelbrücke ist in Fig. 9 bedeutend kräftiger

geworden. Zugleich erkennt man dabei, daß die Verschmelzung beider Muskelabteilungen des Adduktor inniger ist, speziell in den ventralen Abschnitten, aber auch in dorsalen Partien. Die Ischiadicusportion ist hier bedeutend kleiner als in den zuvor besprochenen Präparaten; denn daß jenes Bündel, das isoliert von der Obturatorportion dorso-lateral an die Adduktorensehne sich ansetzt, nicht etwa ein abgesprengter Teil von ihr ist, wird klar bewiesen durch die Innervation. Der Nerv ist im Bilde, weil vor dem Muskel gelegen, punktiert gezeichnet.

Schon im Präparat der Fig. 9 erschien, abgesehen von der doppelten Innervierung, der Adductor magnus als einheitlicher Muskel, und ließ sich erst bei sorgfältiger Präparation teilweise zerlegen. Es gibt aber auch genug Muskeln, bei welchen trotz ihres diploneuren Charakters eine sichere Trennung sich nicht durchführen läßt. Dann besteht ein ungeteilter M. adductor magnus mit größerem Innervationsgebiet des N. obturatorius und wechselnder Beteiligung des N. ischiadicus. Dieser Zustand ist in etwa einem Drittel aller Fälle mehr oder weniger erreicht.

Fig. 11.

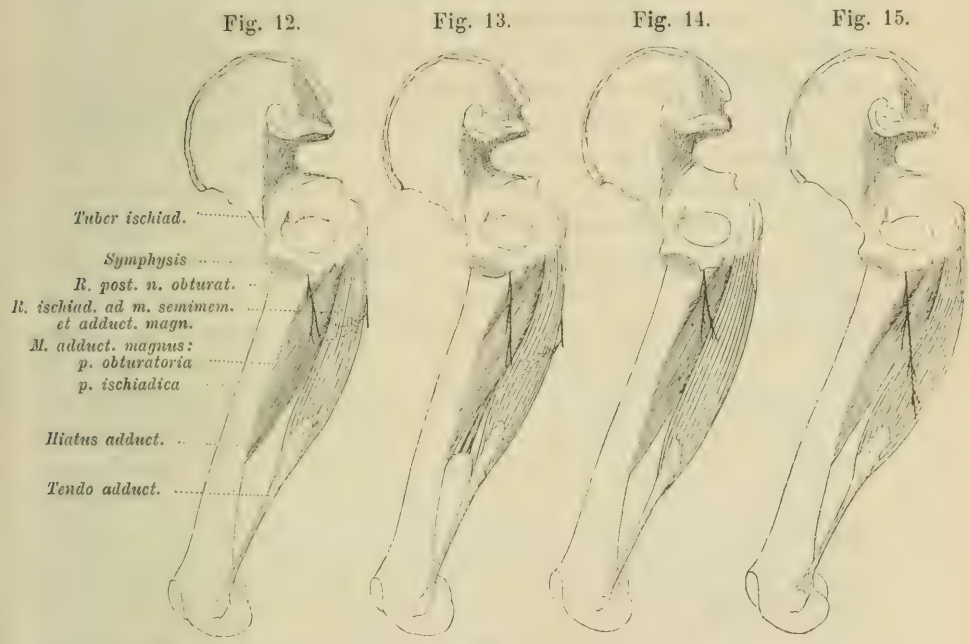


Oberschenkel vom Menschen; Dorsalseite. Verbindung der beiden Portionen des M. adductor magnus.

Ein Beispiel einer häufigen Zwischenform bietet Fig. 11. Breite und schmale Muskelbänder spannen sich beim Versuch einer Trennung von einem Muskelteil zum andern aus. Sie finden sich in proximalen wie in distalen Partien, auf der dorsalen Seite so gut wie auf der ventralen. Eine Regelmäßigkeit in ihrer Verlaufsrichtung zeigen sie nicht. Manchmal ist die Verbindung nur eine scheinbare, indem solche Züge wieder zum Muskel zurückkehren von dem sie ausgegangen sind. Kurz, sie bilden ein sehr mannigfaltiges Geflecht, das, soviel ich sehe, keine andre Bedeutung hat als die, eine feste Verschmelzung der beiden Teile des Adduktor zu einem Muskel herbeizuführen. Sind auch die Punkte, an welchen diese Verschmelzung zuerst einsetzt, am Ursprung und Ende der beiden Muskeln zu suchen, so können, wenn der Prozeß einmal begonnen hat, solche Verbindungen an beliebigen Stellen auftreten.

Diese Verbindungen kommen übrigens nicht nur beim Menschen vor. Kohlbrugge (9) berichtet, bei Semnopithecus gefunden zu haben, daß Muskelfasern des Adductor magnus, p. obtur. zum Präsemimembranosus ziehen.

Es scheint aber, daß mit dieser innigen Verbindung der Adduktorportionen das Extrem noch nicht erreicht ist. Das zeigt sich bei einer Vergleichung der in den Figg. 12—15 wiedergegebenen Präparate. Die Bilder stellen den Oberschenkel von der medialen Seite



Oberschenkel vom Menschen; mediale Seite.
Verschiedene Zustände der Ausbreitung des N. obturatorius auf die Portionen des M. adductor magnus.

mit leicht gebeugtem Hüftgelenk dar, so daß der Verlauf des R. posterior n. obturat. sichtbar wird. Wie man sieht, bilden die Präparate, was die Ausbreitung dieses Nerven anbetrifft, eine fortlaufende Serie: In Fig. 12 ist der Nerv kurz und geht nicht weiter als zu denjenigen Muskelfasern, welche an der Linea aspera ansetzen. In diesem Fall ist der R. n. ischiadici, der vom R. ad m. semimembr. quer zur medialen, hier fast isolierten Portion des Adduktor abzweigt, kräftig ausgebildet und versorgt diese Portion ausschließlich. Weniger stark ist dieser Nervenast in Fig. 13; da erhalten nicht alle Muskelfasern, die zur Endsehne gehen, Zweige von ihm, sondern die am

meisten lateral gelegenen werden durch einen feinen Ast des N. obturatorius versorgt.

Noch etwas weiter, auf Kosten des Ischiadicus, hat sich das Verbreitungsgebiet des Obturatorius ausgedehnt in Fig. 14. Hier fällt ein Drittel der Sehnenportion des Adduktor dem letzteren Nerven zu, und nur die dorsalen Partien und der mediale Rand bleiben dem Ischiadicus reserviert.

Diese Beobachtung leitet über zu dem Zustand der in Fig. 15 illustriert ist. Derselbe wurde in dieser extremen Form nur dies eine Mal gefunden. Femurschaftportion und Kondylenportion des Adductor magnus sind hier im distalen Teil gut getrennt, im proximalen verschmolzen. Die Sehnenplatte, welche den dorsalen Fasern des Muskels zum Ursprung dient, ist auch hier ausgebildet, ohne sich indessen wie bei gut unterschiedenen Portionen bis tief in den Muskel hineinzusenken. Auffallend ist die weite Ausbreitung des tiefen Astes des N. obturatorius; stärker als sonst entwickelt verzweigt er sich nicht nur an alle Adduktorfasern, die an der Linea aspera inserieren, sondern auch an der ganzen Sehnenportion dieses Muskels einschließlich der am meisten medial gelegenen Bündel desselben. Unter diesen Umständen war nicht zu erwarten, daß der N. ischiadicus einen bedeutenden Ast zum Adduktor abgeben würde, da ihm zur Versorgung kaum mehr etwas übrig bleibt. Tatsächlich fand sich von einem solchen Nerv auch keine Spur. Es mag ja zugegeben werden, daß ein feiner Nervenzweig durch ungünstigen Zufall verloren ging; denn wie gesagt, handelt es sich bei meinem menschlichen Material ausschließlich um Präpariersaalleichen, das von Studenten (und zwar fast stets mit großer Sorgfalt) verarbeitet wurde. Da ich an solchen Stellen, die für meine Untersuchung wichtig waren, stets selbst Hand anlegte, darf ich mit gutem Grund annehmen, daß mir wenigstens die Reste eines Ischiadicusastes, wenn ein solcher vorhanden war, nicht hätte entgehen können; doch weder am Muskel noch am Nervus m. semimembranosi fand sich eine Spur davon. Indessen sei dem wie ihm wolle, mag ein minimaler Zweig des N. ischiadicus zum Adduktor gegangen sein oder nicht — groß kann er auf keinen Fall gewesen sein — meine Schlußfolgerungen werden dadurch nicht beeinflußt.

Die eben beschriebenen Präparate, die durch weitere Beispiele vermehrt werden könnten, bilden eine Entwicklungsreihe, welche sich der Serie der Figg. 6—9 an die Seite stellt. Während in ursprünglichen Zuständen die Innervierung nach den beiden

Muskelportionen, die dem Adductor magnus im engeren Sinne der Säugetiere und dem M. präsemimembranosus nach Leche entsprechen, streng getrennt ist, wird der Anteil des N. ischiadicus mehr und mehr eingeschränkt. Wir haben beobachtet, daß der dem Präsemimembranosus der Tiere homologe Muskel beim Menschen immer mehr zurücktritt, und im Gegensatz dazu der eigentliche Adductor magnus an Ausdehnung gewinnt, auf die Insertionssehne zum Epicondylus übergreift, und schließlich, wenn nicht die ganze mediale Portion, so doch deren größten Teil ausmacht. Dieser Ausbreitung der anfänglichen Femurschaftportion folgt natürlich auch deren Nerv, so daß in den extremsten Fällen der N. obturatorius allein den ganzen Adductor magnus des Menschen innervieren kann, und der N. ischiadicus gar keinen Anteil mehr an diesem Muskel hat.

Die regressive Metamorphose des ursprünglichen M. präsemimembranosus und die progressive Besitznahme des früher von ihm eingenommenen Gebietes durch einen Muskel der Obturatoriusgruppe unter gleichzeitiger Reduktion der zugehörigen Muskelnerven gehen demnach parallel miteinander. Der Anfang dieser Ausbildung setzt beim Menschen bei dem Zustand ein, der von den Primaten erreicht worden ist, d. h. bei einer fast vollständigen Trennung beider Muskelabschnitte nach ihrer Insertion und ihren Nervengebieten. Was die Insertion anbetrifft, so erhält sich am Endpunkt der Entwicklung vom Flexorenteil des Adductor magnus nur noch die Sehne, welche medial von der Art. poplitea zum innern Kniegelenkknorren zieht. Mit dem Verlust aller muskulösen Elemente desselben verliert der N. ischiadicus seinen Innervationsbezirk am Adductor magnus, so daß dieser ganze Muskel schließlich dem N. obturatorius allein zufällt. Seine Erklärung findet dies Verhalten in dem Umstand, daß mehr und mehr Fasern der Obturatoriusportion des Muskels von der Adduktorensehne Besitz nehmen. Der eben geschilderte extremste Zustand ist beim Menschen zur Zeit in den wenigsten Fällen erreicht. Er wurde, wie schon gesagt, einmal beobachtet. Mehr oder weniger weites Übergreifen des N. obturatorius auf die Sehnenportion fand sich in zehn weitern Fällen, während in neun Präparaten mit deutlich ausgeprägtem medialen Adduktorenteil dieser reine Ischiadicusinnervierung aufwies. Die übrigen Fälle, soweit sich die Nervenversorgung sicherstellen ließ, zeigten eine mehr oder minder starke Verschmelzung beider Muskelabschnitte, so daß natürlich auch die Nervengebiete nicht scharf zu trennen waren.

Was die Selbständigkeit der Kondylusportion anbetrifft, war

dieselbe gut ausgeprägt in acht Präparaten. Eine totale Verschmelzung war in fünf Fällen eingetreten. In zwölf weitern Fällen wurde die Verbindung zwischen der Sehnenportion und der Obturatoriusportion und eventuell dem Adductor longus und Vastus fast nur durch den oben beschriebenen Sehnenbogen am proximalen Rand des Adduktorenschlitzes hergestellt; zehn andre zeigen schmale Muskelbrücken. Bei allen übrigen Präparaten ergab sich als Kombination der genannten Zustände eine mehr oder weniger dichte Verschmelzung der Abschnitte des Adductor magnus zu einem komplexen Muskel. Als Zeichen einer primären Gliederung erhält sich auch noch in fortgeschrittenen Entwicklungsstufen ein Aponeurosenblatt, das vom Tuber ischiadicum ausgehend in frontaler Stellung sich tief in den Muskel herabsenkt. Es ist entstanden aus der Verlötung der oben beschriebenen Ursprungssehnen der früher selbständigen Muskeln, und gewährt in den meisten Fällen noch die Möglichkeit einer präparatorischen Spaltung. Eine Trennung wird auch, wie auf den Abbildungen 6—9 und 11 zu sehen ist, dadurch angedeutet, daß der ursprünglich zum Flexorteil gehörende Abschnitt der Aponeurose lateralwärts mit freier Kante über den tiefer gelegenen Obturatoriusteil der Sehnenplatte hinausgreift.

Der Adductor magnus erinnert in dieser Beziehung an eine Beobachtung, die Ruge (13) am M. rectus femoris von Hylobates leuciscus machte: Bei diesem, wie sich aus der Innervation ergibt, polymeren Muskel senkt sich eine frontale Zwischensehne vom Ursprung weit in die kräftige Fleischmasse hinein und dient relativ kurzen Muskelfasern zum Ansatz, die vorwärts und rückwärts ziehend sich je an eine oberflächliche und eine tiefe zur Patella verlaufende Insertionssehnenplatte heften. Wie also bei jenem menschlichen Muskel, so deutet auch hier beim Rectus femoris eine Zwischensehne noch die primäre Zweiteilung des Muskels an; um die Parallele zu vervollständigen, divergieren in beiden Fällen die von den einander abgekehrten Flächen der Aponeurose entspringenden Muskelbündel und suchen getrennte Insertionen auf.

Soviel über die morphologische Seite des Themas. Fragen wir nach den Ursachen dieser Umwandlungen beim Menschen, so begeben wir uns auf das Gebiet der Vermutungen. Indessen werden wir nicht fehlgehen, wenn wir die beobachteten Veränderungen in Beziehung zur Funktion des menschlichen Beines setzen. Ist es mir an andrer Stelle gelungen, die Reduktion der tiefen Fingerextensoren als mit Wahrscheinlichkeit aus der vergrößerten Supinationsmöglichkeit der

Hand hervorgegangen hinzustellen, so verspricht auch hier ein Erklärungsversuch von ähnlichen Gesichtspunkten ausgehend einigen Erfolg.

Die Stellung der menschlichen Beckengliedmaßen unterscheidet sich bekanntlich von sämtlichen ihm nahestehenden Tieren durch die extreme Streckung im Hüftgelenk und im Knie. Bei den Säugetieren haben die vom Sitzhöcker entspringenden, beim Menschen als Beuger des Knies bezeichneten Muskeln wesentlich die Aufgabe, das Hüftgelenk zu strecken. Beim Pferd z. B. ergibt sich für das Zusammenwirken des Semimembranosus mit der starken Oberschenkelinsertion des Biceps keine andre Möglichkeit. Bei Tieren, welche wie die übrigen Haussäugetiere und die in der gegenwärtigen Abhandlung beschriebenen, tibiale Insertion des Semimembranosus besitzen, kommt zu der Streckung im Hüftgelenk eine Beugung des freien Unterschenkels im Knie. Steht der Fuß fest am Boden, so wirkt er mit den andern sogenannten Flexoren am Oberschenkel streckend auf Hüfte und Knie, wie das auch beim Pferd der Fall ist. Es ist also ein wichtiger Teil der Funktion des M. semimembranosus der Säugetiere, beim Laufen den Körper vorwärts zu schieben.

Auch beim Mensch vermögen die ischio-cruralen Muskeln bei feststehendem Fuß die letzte Streckung des Kniegelenks zu unterstützen, und bei gebeugtem Oberschenkel wird auch ein streckender Einfluß auf das Hüftgelenk spürbar. Kommt erstere Wirkung noch beim gewöhnlichen Gebrauch des Beines, beim Gehen und Stehen zur Geltung, so wird die letztere dabei kaum mehr in Anspruch genommen. Die hauptsächlichste Bedeutung der genannten Muskeln konzentriert sich daher auf die Flexion im Knie bei freischwebendem Fuß, wozu im Verhältnis zur Streckung eine geringe Kraft erforderlich ist. Größere Arbeit haben indessen gerade beim Menschen die Adduktoren zu leisten, die den Rumpf auf dem Standbein balancieren müssen. Darum die kräftige Ausbildung dieser Muskelgruppe, ihr Herabgreifen bis zum Ende des Femur. Als medial am Oberschenkel gelegener Muskel konnte sie der Semimembranosus unterstützen, der speziell in seinem am weitesten nach vorn reichenden Abschnitte, dem Präsemimembranosus, auch bei Tieren adduciert. Diese letztere Muskelportion ist nun beim Menschen durch die Stellung des Femurs zum Becken ganz auf die mediale Seite des Beines gerückt. Sie kann in dieser Lage weder auf die Hüfte noch auf das Knie mehr streckend wirken, und eine Beugung des Knies ist von

vornherein durch die Insertion ausgeschlossen. Als einzig mögliche Funktion bleibt ihr demnach nur die Adduktion. Es ist daher vollkommen natürlich, daß sie sich von der Flexorengruppe — die übrigens mitgeholfen hat, sie nach vorn zu drängen — losgelöst hat und sich enger dem dorsalsten Adduktor anschließt, mit dem sie die Wirkung teilt.

Das nervöse Zentrum für Adduktion des Oberschenkels pflegt nun aber, so dürfen wir weiter annehmen, seine motorischen Impulse dem N. obturatorius und nicht dem N. ischiadicus mitzugeben. Die Folge davon ist, daß der von dem letzteren Nerven abhängige Teil des Adductor magnus einer Art Inaktivitätsatrophie erliegt: Die kontraktilen Bestandteile des Muskels verfallen der Rückbildung und nur dem Nerveneinfluß nicht unterstellte Abschnitte erhalten sich. Die starke Sehne, welche die Art. poplitea medial deckt, hat sich als zweckmäßig erwiesen. Auf sie gehen — ein progressiver Vorgang — Muskelbündel der vom Obturatorius versorgten Adduktoren, speziell des Adductor magnus über.

Es gelingt also, auf diese Weise theoretisch den Entwicklungsgang abzuleiten, den wir an Hand der Präparate für den M. adductor magnus in seine beiden Portionen verfolgen konnten, und als Endziel dieser Entwicklung ergibt sich der Zustand, den ich in Fig. 15 abgebildet habe: ein von einem einzigen Nerven, dem N. obturatorius, versorgter Muskelbauch des Adductor magnus, an dem nur noch die Insertionsverhältnisse und wohl etwa eine Zwischensehne am Ursprung die doppelte Abkunft bezeugen.

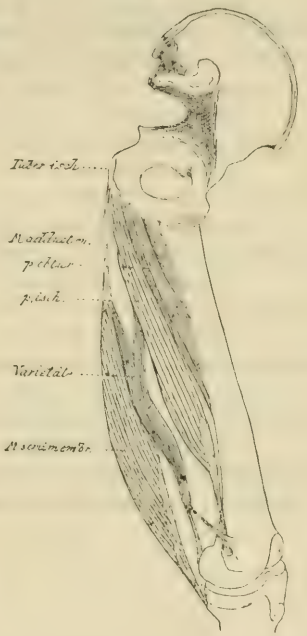
Anhang.

Im Anschluss an das Vorstehende sei hier noch eine Varietät beschrieben, die ich auf dem Präpariersaal in Zürich beobachtete. Wenn dieselbe auch nicht direkt in die dargestellte phylogenetische Reihe gehört, so betrifft sie doch die gleichen Muskeln, und dokumentiert von neuem die Verwandtschaft der Ischiadicusportion des großen Adduktors mit dem Semimembranosus.

Es handelt sich, wie aus Fig. 16 ersichtlich ist, um einen schlanken Muskel, der, auf der medialen Seite des Oberschenkels gelegen, sich zwischen die beiden genannten Muskeln einschiebt. Er entspringt mit zwei ungefähr gleich starken Wurzeln, die sich bald vereinigen, von der P. isch. adduct. und vom M. semimembr. Seine

dünne Endsehne spaltet sich nach kurzem Verlauf in zwei Schenkel, von welchen der vordere, über die Adduktorsehne wegziehend, am Epicondylus medialis femoris, die hintere, gedeckt von der Endaponeurose des Semimembranosus, an der Fascie des medialen Gastroknemiuskopfes inseriert. Der Nerv für diese Varietät konnte wegen zu weit gegangener Muskelpräparation nicht mehr aufgefunden werden; da aber die beiden Muskeln, von welchen er entspringt, vom N. ischiadicus versorgt werden, ist der Schluß nicht zu gewagt, daß ihre Innervation die gleiche war.

Fig. 16.



Oberschenkel vom Menschen; mediale Seite. Muskelvarietät, ausgehend vom M. semimembr. und der P. ischiad. m. adduct. magni.

Eine funktionelle Bedeutung kann dem beschriebenen Muskel nicht beigemessen werden. Auch gestattet das isolierte Dastehen des Befundes nicht Schlüsse vergleichend-anatomischer Natur: Die Varietät fehlte am andern Bein desselben Individuums und wurde, soweit mir bekannt ist, auch sonst nicht beschrieben. Wohl aber reiht sich diese Beobachtung dem in der vorliegenden Arbeit Gesagten insofern an, als sie eine weitere Form zeigt, in welcher die ursprüngliche Einheit des M. semimembranosus und der Pars ischiadica m. adductoris magni sich darstellt.

Beobachtungen, die mit diesem Befunde einige Ähnlichkeit haben, erwähnt Gruber (7): Er fand schmale Muskelchen, die vom M. semimembranosus entspringend an die Adduktorensehne inserieren. Gruber berichtet von einem analogen Fall, der durch Harling (zit. bei Henle, Muskellehre) beobachtet wurde. Eine Erklärung für diese Anomalie gibt Gruber nicht; ihre Bedeutung ist die gleiche, wie die der eben beschriebenen Varietät.

Literatur.

1) von Bardeleben, Refer. über Kohlbrugge in Schwalbes Jahresberichten. N. F. Bd. III. pag. 252.
2) Bischoff, Th. L. W., Beiträge zur Anatomie des Gorilla. Abh. bayr. Akad. Wiss. II. Kl. Bd. X. Abt. 3. 1879.
3) Bühler, Beziehungen regr. u. progr. Vorgänge zwischen tiefem Fingerstrecker und den Mm. interossei dorsales der menschlichen Hand. Morph. Jahrb. Bd. XXIX. 1902.
4) Eisler, Das Gefäß- und periphere Nervensystem des Gorilla. Halle 1890.
5) Derselbe, Homologie der Extremitäten. Biolog. Zentralbl. Bd. XVI. 1896.
6) Ellenberger u. Müller, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haussäugetiere. 8. Aufl. Berlin 1896.
7) Gruber, Anatomische Notizen. CXLI. Musculus semimembranosus mit zwei bis vier Bäuchen. Arch. pathol. Anat. Bd. CIII. 1886.
8) Kohlbrugge, Versuch einer Anatomie des Genus Hylobates. Webers zoolog. Ergebnisse. 1890.
9) Derselbe, Muskeln und periphere Nerven der Primaten. Verh. K. Akad. Wetensch. Amsterdam. Ser. II. D. 5.
10) Leche, Zur Anatomie der Beckenregion bei Insectivora. K. Svensk. Vetensk. Akad. Handl. Bd. XX. 4.
11) Macalister, The musculatur anatomy of Gorilla. Proc. r. Irish Acad. Vol. I. Ser. II. 1873.
12) Ruge, G., Varietäten im Gebiete der Art. femoralis des Menschen. — Der Gefäßkanal im Adductor magnus. Morph. Jahrb. Bd. XXII. 1895.
13) Derselbe, Zur Strukturlehre von Muskelindividuen. Ibid. Bd. XXIII. 1895.
14) Testut, Les anomalies musculaires chez l'homme. Tome II. Paris 1884.

Morphologische Studien über Kloake und Phallus der Amnioten.

(1. Fortsetzung.)

Von

Dr. Albert Fleischmann

in Erlangen.

Die Mitteilungen, welche ich im vorigen Jahre über die morphogenetische Stilistik der analen Körperregion bei den Amnioten an dieser Stelle veröffentlichte, sollten vornehmlich dazu dienen, dem Leser der speziellen, von meinen Schülern P. Unterhössel, C. Pomayer und C. Hellmuth ausgeführten Untersuchungen einen Ausblick auf das entfernte Ziel zu eröffnen, dessen Erreichung mir bei der Stellung jener Aufgaben vorgeschwebt hatte; denn ich war mir der Lückenhaftigkeit meiner Beobachtungen an Säugetieren selbst sehr wohl bewusst und glaubte damals, meine Gedanken nur deshalb aussprechen zu dürfen, weil andre Forscher dadurch zu Kontrolluntersuchungen angeregt und die Frage zu rascher Klärung getrieben werden könnte. Seitdem habe ich für meinen Teil nicht gefeiert. Schon ehe ich meine Ansicht über die Interpretation des Urodäums der Säugetiere niederschrieb, hatte ich einen andern Schüler, Herrn Stabsveterinär J. Schwarztrauber in Erlangen, aufgefordert, durch Bearbeitung eines möglichst reichen, embryologischen Materials eine breite Basis der Diskussion zu schaffen. Jetzt sind die Ergebnisse der neuen genußreichen Untersuchung so weit gediehen, daß ich sie der Kritik der Fachgenossen vorlegen kann.

Da das eingehende Studium mancher, bisher noch nicht genau verfolgter Entwicklungsvorgänge mich wiederum gezwungen hat, mit längst eingewurzelten Ansichten zu brechen und neue stilistische

Vorstellungen einzuführen, so möchte ich gleich am Eingang erklären, daß es mir die meiste Anstrengung gekostet hat, mich von den Ansichten zu befreien, welche ich in den Spezialarbeiten und den verbreiteten Lehrbüchern gelesen und allmählich gleich einer sichern Wahrheit hatte schätzen lernen. Nur das aufrichtige Bemühen, unsre wissenschaftlichen Begriffe den tatsächlichen Verhältnissen so anzupassen, daß sie als vollgültiger Ausdruck derselben erscheinen, bestimmte mich, das aufzugeben, was hervorragende Meister der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte in früherer Zeit als richtig erkannt zu haben glaubten. In gleicher Weise habe ich vom Boden der neuen Beobachtungen viele der vor Jahresfrist ausgesprochenen Deutungsversuche teils ganz beseitigt, teils wesentlich korrigiert, so daß einzelne Tatsachen jetzt in einem ganz neuen Lichte erscheinen.

Ich lasse zunächst die Schilderung der unerwarteten Befunde folgen und reihe daran historisch-kritische Betrachtungen über die bisherige Lehre.

VI.

Kloake und Phallus des Schafes und Schweines.

Von

Dr. Johannes Schwarztrauber,

K. Stabsveterinär im K. B. 10. Feld-Artillerie-Regiment,
Erlangen.

Mit Tafel I—III.

Als ich vor Jahresfrist von Herrn Prof. FLEISCHMANN aufgefordert wurde, das Schicksal des Urodäums der Säugetiere genauer zu verfolgen, habe ich in den ersten Monaten meiner Studien die in jedem Schlachthofe massenhaft anfallenden Embryonen des Schweines mit großer Zuversicht als Beobachtungsobjekte gewählt, weil RATHKES klassische Untersuchung über die Afterdammbildung vorzugsweise an Schweineembryonen ausgeführt wurde, und weil auch die späteren Forscher wahrscheinlich wegen der Bequemlichkeit der Materialbeschaffung diese Säugetierart bevorzugt hatten. Allmählich nach langer vergeblicher Arbeit sah ich aber ein, daß Schweine nicht das geeignete Objekt sind, um die Teilung der Kloake klar zu erkennen; ich versuchte es daher, ob nicht an Schafembryonen, die ich während der Herbstmonate erhielt, besserer Aufschluß zu finden sei. Gleich die ersten Probeserien zeigten mir, daß ich einen glücklichen Griff getan hatte, und bestimmten mich, späterhin ausschließlich Embryonen des Schafes zu studieren. An keinem andern Objekte scheinen die Vorgänge der Afterdammbildung so durchsichtig zu sein, wie bei dem Schafe. Ich empfehle aus diesem Grunde jedem, der sich durch eigne Anschauung über dieses Kapitel der Entwicklungsgeschichte unterrichten will, das Schaf zu studieren und Schweineembryonen nur nebenbei zu betrachten.

Um sichere Resultate zu erzielen, habe ich das Beobachtungsmaterial möglichst vollständig gesammelt und von den für die morphogenetische Deutung wichtigen Entwicklungsphasen womöglich immer mehrere Objekte geprüft.

Die nachfolgende Tabelle gibt die Übersicht der in Schnittserien zerlegten Embryonen. Leider hinderte es ein ungünstiges Geschick, auch ganz junge Embryonen zu sammeln.

Untersuchungsmaterial.

1. Schweine.

(61 Embryonen von folgender Scheitelsteißlänge.)

1,4	cm	— 3	Stück	4,0	cm	— 2	Stück
1,5	»	— 3	»	4,7	»	— 2	»
1,9	»	— 4	»	4,8	»	— 1	»
2,0	»	— 5	»	4,9	»	— 1	»
2,1	»	— 3	»	5,0	»	— 1	»
2,3	»	— 1	»	5,5	»	— 1	»
2,5	»	— 3	»	6,0	»	— 2	»
2,6	»	— 3	»	7,0	»	— 2	»
2,7	»	— 3	»	8,5	»	— 1	»
2,8	»	— 3	»	9,0	»	— 2	»
2,9	»	— 5	»	11,0	»	— 1	»
3,0	»	— 2	»	12,0	»	— 1	»
3,5	»	— 2	»	14,0	»	— 3	»
3,8	»	— 1	»				

2. Schafe.

(55 Embryonen von folgender Scheitelsteißlänge.)

1,4	cm	— 1	Stück	4,0	cm	— 2	Stück
1,6	»	— 1	»	4,1	»	— 2	»
1,8	»	— 1	»	4,5	»	— 1	»
1,9	»	— 2	»	4,8	»	— 2	»
2,2	»	— 1	»	5,0	»	— 2	»
2,5	»	— 1	»	5,2	»	— 1	»
2,6	»	— 3	»	5,3	»	— 2	»
2,7	»	— 2	»	6,0	»	— 1	»
2,9	»	— 1	»	6,5	»	— 1	»
3,1	»	— 3	»	6,6	»	— 1	»
3,3	»	— 3	»	6,8	»	— 1	»
3,5	»	— 2	»	9,1	»	— 1	»
3,6	»	— 3	»	10,0	»	— 2	»
3,7	»	— 3	»	11,0	»	— 2	»
3,8	»	— 2	»	12,0	»	— 3	»
3,9	»	— 2	»	19,3	»	— 1	»

Den Umstand, daß ich ein so reichliches Untersuchungsmaterial bearbeiten und in Quer- und Längsschnitten studieren konnte, danke ich dem Entgegenkommen des Herrn Schlachthaustierarztes Dr. Zaggelmeier in Nürnberg. Ihm will ich auch an dieser Stelle bestens danken.

Ehe ich zur zusammenfassenden Schilderung meiner Beobachtungen übergehe, sei es mir gestattet, meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Fleischmann meinen herzlichsten Dank zu sagen für die Zuweisung der interessanten Arbeit und seine unermüdliche Unterstützung.

I. Die Beschaffenheit des Urodäums bei kleinen Embryonen.

Als Ausgangspunkt meiner Schilderung muß ich Schafembryonen von 1,4 cm Größe wählen, da es mir trotz vieler Bemühungen nicht gelang, jüngere Keime zwischen 5—13 mm zu erhalten. In diesem Stadium ist das Urodäum, d. h. der Darmabschnitt, welcher bisher entodermale Kloake genannt wurde, zwar sehr klein, doch kann man ihn sicher als Urodäum diagnostizieren; denn wie bei Sauropsiden erscheint er als blinde Endkammer des Darmes, besitzt einen ventralen Auswuchs, die Allantois, nimmt die Mündungsstücke der Wolffschen Gänge auf und stößt an das Ektoderm unterhalb der Schwanzwurzel. Die geringe Entfaltung des Urodäums korrespondiert mit der Kleinheit der primitiven Darmanlage selbst, welche einstweilen ein dünnes Rohr von unbedeutendem Lumen darstellt. Vorerst ist lediglich die entodermale Anlage des Urodäums im Mesoderm der hinteren Rumpfwand zu erkennen; denn es fehlen noch bestimmte Anhaltspunkte dafür, welche Mesodermzellen später die bindegewebigen und muskulösen Schichten seiner Wand bilden werden. Auch der hinterste Abschnitt des zylindrischen Darmentodermschlauches ist dem gleichartigen Mesoderm der kaudalen Rumpfgegend eingefügt, daß man weder an Längs-, noch an Querschnitten entscheiden kann, wo die Außengrenze seiner Muskelhülle zu suchen ist. Darum beschreibe ich ausschließlich die epitheliale Anlage des Urodäums nach einem Rekonstruktionsmodelle.

A. Die Form des Urodäums.

Wie die Abbildung desselben (Taf. I Fig. 1) zeigt, liegt das Urodäum unterhalb des zylindrischen Darmes (*R*) und besitzt bereits ansehnliche Ausdehnung, besonders in orokaudaler Richtung. Zwei

Abschnitte sind daran leicht nach Form und Stellung zu unterscheiden, nämlich eine kaudale, vom Enddarm ventral und median herabhängende, seitlich komprimierte Zone von unregelmäßig viereckigem Profil: Die Anlage der Uralplatte (*Up*) und eine bis zum Nabel reichende zweite Zone, welche von der oralen Ecke (*oe*) der Uralplatte aus, dem Rektum ungefähr parallel gerichtet, umbilikalwärts zieht, die Mündungen der Wolffschen Gänge (*g*) aufnimmt und in die Allantois übergeht: Die Anlage des Uralsinus (Fleischmann) (*Us*).

Letztere ist statt in seitlicher, in dorsoventraler Richtung abgeflacht zu einer horizontal liegenden Platte von ungefähr rhombischen Umrissen; denn ihre Breitenausdehnung wächst von der Oralecke (*oe*) der seitlich komprimierten Uralplatte bis zur Mündung der Wolffschen Gänge und nimmt jenseits derselben gegen den Allantoisstiel der Nabelregion wieder ab.

Die Lichtung des Urodäums, welche ich an Längs- und Querschnitten durch einen Schaf- und vier Schweineembryonen von 1,4 und 1,5 cm Länge genau studiert habe, ist sehr unbedeutend und ungleichmäßig. Darum muß man einen soliden (Fig. 2 *Up*) und einen hohlen Teil (Fig. 2 *Us*) des Urodäums unterscheiden. Die Berücksichtigung dieses an den jungen Stadien ganz sinnenfälligen Merkmals wird uns später für die Deutung merkwürdiger, von Tourneux 1888 erkannter, aber seitdem unbeachteter Vorgänge wichtig werden, so nebensächlich jetzt die Tatsache auch erscheinen mag. Aus meinen Längsschnittserien habe ich den (Taf. I Fig. 2) abgebildeten Schnitt durch einen Schweineembryo von 1,4 cm Länge ausgewählt, da er auf einen Blick alle wichtigen Verhältnisse erläutert. Man sieht die verhältnismäßig große, solide Uralplatte (Fig. 2 *Up*), mit breitem Rande an das Ektoderm grenzen, oral vor derselben die schmale Lichtung, welche vom Enddarm deutlich in das Urodäum herabsteigt und zum oral gerichteten, dorsoventral abgeflachten Uralsinus (Fig. 2 *Us*) umbiegt. Dadurch ist eine direkte Kommunikation der Lumina des Enddarmes und der exoembryonalen Allantois gegeben. Dieser Befund charakterisiert die bisher als Kloake bezeichnete Anlage wirklich als die urodäale Endkammer des Darmes, wie sie bei Sauropsiden festgestellt wurde (vgl. Morpholog. Jahrb. Bd. XXX S. 556). Die Existenz der Uralplatte stimmt mit dem gleichen Befund bei Vögeln überein.

Die Fig. 2 erläutert weiter die wichtige, später erst in ihrer ganzen Bedeutung zu erkennende Tatsache, daß vom Enddarm ein

kaudal und schräg gegen die solide Uralplatte gerichtetes Epithelrohr abgeht (*Pa*), welches den eigentlichen Zusammenhang zwischen dem Rektum (*R*) und dem Urodäum bezw. ihren Höhlen vermittelt. Seine dorsale Grenze wird noch durch eine kleine Aussackung, den Rest des Schwanzdarmes (*S*), bezeichnet.

In der ersten Zeit meiner Untersuchungen habe ich mich lange mit der Frage gequält, ob man das kurze Zwischenstück dem Rektum oder dem Urodäum zurechnen soll, und oft hielt ich die Frage für einen müßigen Streit; denn es schien mir ganz vom Belieben des einzelnen abzuhängen, ob er die Grenze des Urodäums an den ventralen oder dorsalen Rand des Verbindungskanals (*Pa*) legen will. Nachdem ich viel darüber nachgedacht und viele Schnittserien geprüft habe, leuchtete mir die Meinung meines Lehrers, des Herrn Prof. Fleischmann immer mehr ein, dieses Zwischenstück als einen dorsal gerichteten Ausläufer des Urodäums zu deuten, also die Grenze des Urodäums am dorsalen Rande des zylindrischen Fortsatzes (zwischen den Buchstaben *R* und *S* der Fig. 2) zu suchen und als Rektum (*R*) nur den gerade verlaufenden Entodermschlauch, nicht seine ventral gekrümmte, scheinbare Fortsetzung anzusehen. Mit Berücksichtigung der spätern Schicksale dieses Teiles will ich dafür einen besondern Terminus einführen, indem ich ihn Analrohr des Urodäums, Pars analis urodaei (Fig. 2 *Pa*) nenne.

So sehr auch die neue Auffassung von allen bisherigen Angaben abweicht, hoffe ich doch, dem Leser den Beweis der Richtigkeit durch die Schilderung von Präparaten weiter vorgeschrittener Embryonen zu erbringen. Vorerst ist es noch ganz unmöglich, anderweitige Gründe hierfür anzugeben; nicht einmal der histologische Charakter des Entodermepithels läßt irgendwelche Besonderheiten erkennen.

Ich fasse das Resultat meiner Erwägungen daher vorläufig in die kurzen Thesen: An dem Urodäum der Säugetiere ist in frühem Embryonalstadium ein dorsaler Abschnitt, das Analrohr, differenziert, in welchen das Rektum einmündet. Der Zusammenhang des Analrohres mit dem Rektum ist untrennbar. Wenn später das Urodäum von dem Darm gelöst wird, bleibt das Analrohr am Rektum haften.

B. Die Lage des Urodäums.

Die urodäale Endkammer des Darmes liegt dem Mesoderm der hinteren Rumpfwand vollständig eingebettet, d h. außerhalb der

Leibeshöhle. Dadurch offenbart sich eine merkwürdige Ähnlichkeit mit dem Schlund des Vorderdarmes, welcher gleichfalls außerhalb des Cöloms vom soliden Mesoderm der Kopfregion umfaßt wird. Die Leibeshöhle sendet bloß einen schmalen halbrinnenartig gekrümmten Ausläufer (Fig. 2 *C*) kaudalwärts zwischen den Enddarm und den Sinus urodaei (man könnte ihn die Excavatio recto-urodaealis nennen) ziemlich nahe an den oralen Rand der senkrechten Uralplatte, bezw. des Analrohres. Abgesehen von der unbedeutenden Beziehung zwischen Leibeshöhle und Urodäum darf man aber behaupten, daß das Urodäum auf dieser Entwicklungsstufe einem bestimmten Abschnitt der soliden Rumpfwand wirklich eingefügt ist, ähnlich wie die Ur- und Dauernieren in der dorsalen Cölomwand stecken und bloß mit ihrer ventralen Fläche in die Leibeshöhle schauen. Die Verbindung von Rumpfwand und Urodäum dauert während des ganzen Lebens und ist beim Studium der folgenden Veränderungen wohl im Sinne zu behalten. Um das Verhältnis scharf zu bezeichnen, und um zugleich die Möglichkeit zu gewinnen, die spätern Zustände auf die einfache Anlage vergleichend zu beziehen, will ich die Zone der Körperwand, welche die epitheliale Anlage des Urodäums umschließt, die Urodäalregion des Rumpfes nennen. Ihre Grenzen (Fig. 2) sind dorsal durch die Wurzel des Schwanzes (*s*), ventral durch den Nabel (*n*) und lateral durch die beiden Grenzfurchen (Schenkelfurchen) der hinteren Extremitäten (Fig. 4 und 5 *f*) abgesteckt. Also handelt es sich um die mediane Zone der hinter dem Nabel gelegenen subkaudalen Rumpfwand, welche frühzeitig mit der Anlage der hinteren Amnionfalte und der Allantois gebildet wird. Sie zeichnet sich schon bei Schafembryonen von 1,4 cm dadurch aus, daß sie kuppenförmig vorgewölbt (Fig. 2) ist und einem von den hinteren Extremitäten eingefriedigten, unpaaren Hügel gleicht. In den nächsten Stadien (Schafembryonen von 1,8—2,1 cm (Taf. I Fig. 3) gewinnt der Hügel ansehnliche Größe und springt als konischer Zapfen über die Bauchfläche vor. Deswegen wurde er von allen früheren Untersuchern beobachtet und als Genitalhöcker bezeichnet. Ich ziehe es jedoch aus weiter unten erhellenden Gründen vor, den von Fleischmann eingeführten Namen: vordere Afterlippe oder Urallippe, zu gebrauchen. Die ursprüngliche Urodäalregion der Rumpfwand erscheint also eine Zeitlang in Gestalt eines vorragenden Zapfens, eben der Urallippe, deren querovale Basis (*B*) an die Schwanzwurzel und den Nabel stößt, während sie lateral von den hinteren Extremitäten flankiert wird. Die

kaudale (*s*) und umbilikale (*u*) Grenzlinie wird uns weiterhin als sichere Marke dienen, um auch an älteren Embryonen die mannigfaltigen Derivate der Urallippe wieder zu erkennen.

Der neue Terminus ist der Bezeichnung Genitalhöcker vorzuziehen, weil der Vorsprung nicht bloß die Anlage der äußern Geschlechtswerkzeuge, sondern die Anlage aller Regionen bedeutet, welche die menschliche Anatomie als Regio analis, perinealis (urogenitalis, pudendalis) pubica, umbilicalis aufzählt, und weil an ihm der künftige After sowie die Urogenitalöffnung entstehen wird.

Es ist daher notwendig, die einzelnen Abschnitte der Urallippe noch besonders zu benennen. Ich werde ihre querovale, zwischen Schwanzwurzel, den Extremitäten und dem hinteren Nabelrand liegende Wurzel als Basis (Fig. 3 *B*), die frei vorragende Spitze als Gipfel oder apikale Zone (Fig. 3 *Az*) unterscheiden. Die sowohl nach dem dorsalen, als nach dem ventralen Rande der Basis abgeschrägten Flächen der Urallippe müssen zur Erleichterung des Verständnisses ebenfalls bezeichnet werden. So soll der gegen die Schwanzwurzel geneigte Teil ihrer Oberfläche der kaudale Abfall (Fig. 3 *Ka*), der entgegengesetzte, zu dem Nabel schroff abstürzende Teil der umbilikale Abfall (Fig. 3 *Ua*) heißen. Die lateralen Flächen der Urallippe sind schmal und dachen sich in der ersten Zeit ziemlich schräg zur Schenkelfurche der Extremitäten ab (Figg. 4 und 5 *f*).

Wenn man die Bauchseite kleiner Schafembryonen von 15 bis 25 mm Länge anschaut, nachdem deren Kopf und Schwanz vorsichtig gestutzt wurde, so fällt die morphologisch wichtige Modellierung der Urodäalregion durch den Gegensatz zur präumbilikalen Körperhälfte besonders auf. Man sieht die ventrale Rumpfwand, durch das Herz und die mächtige Leber gleich einem fetten Schmerbauch vorgewölbt, sowohl gegen den Kopf, wie hinter dem Nabel in jäher Bogenkrümmung abflauen, während jenseits der Nabelbeuge die Urallippe als ein neuer kegelförmiger Zapfen heraustritt.

In diese Urallippe springt nun die lateral komprimierte Endplatte des Urodäums, d. i. die Uralplatte (Figg. 2, 3 *Up*), gleich einem medialen Epithelseptum ein und dringt bis an das Ektoderm des kaudalen Abfalles, um einem lang ausgezogenen Medianstreifen desselben ihren schmalen Kaudalrand anzulegen (Fig. 4 *a*, *b*, *c*, *Up*). Immer erreicht die Uralplatte den höchsten Punkt des Lippengipfels (Fig. 2 *Az*) und streicht von da dem kaudalen Abfall entlang, aber sie gelangt nicht bis zum kaudalen Rande der Lippenbasis, d. h. an jenen Punkt, wo sich die Urallippe in die Schwanzwurzel (*s*)

umschlägt. Von der genannten Stelle bleibt die Uralplatte, wie Fig. 2 deutlich erkennen läßt, um eine unbedeutend kurze Strecke entfernt. Ich füge gleich hinzu, daß sie sich niemals während der ganzen Embryonalzeit weiter basalwärts ausdehnt. So stark sie auch in apikaler Richtung wachsen wird, basal ist ihr eine unüberwindliche, morphologische Grenze gesteckt. Wenn ich jetzt schon späterer Entwicklungsstadien Erwähnung tun darf, so kann ich mitteilen, daß das von der Uralplatte freigehaltene Medianfeld der Lippenbasis (Fig. 2 *Adf*) die Anlage der After- und Dammgegend ist.

Eine Kloakenöffnung des Urodäums an der Urallippe, wie man sie nach den älteren Beschreibungen erwarten sollte, ist nicht vorhanden. Auch dem an das Ektoderm stoßenden Teile der Uralplatte fehlt jegliches Lumen. Die ganze Uralplatte ist eben bei Schaf- und Schweineembryonen von 1,4—1,5 cm Länge eine Epithellamelle ohne Lichtung. Die Höhle des Urodäums (Fig. 2) liegt am oralen Rande der Uralplatte, ferner im Sinus urodaei und in der Pars analis urodaei. Auch dieses Verhalten wird von mir nur deshalb betont, weil seine Kenntnis für das Verständnis der Afterbildung unbedingt notwendig ist. Man kann die hier herrschenden Verhältnisse kurz in die Regel zusammenfassen: die Uralplatte wird nicht bloß solid angelegt, sondern erhält auch erst spät eine Lichtung.

II. Die Lageänderung des Analrohres.

Entsprechend dem allgemeinen Wachstum des Embryos vergrößert sich in der nächsten Zeit die ganze Urodäalregion. Bei Schaf- und Schweineembryonen von 1,9—2,1 cm Steißscheitellänge ist sie fast doppelt so groß, als bei den jüngsten Stadien meines Arbeitsmaterials geworden, wie die Medianschnitte (Taf. I Figg. 2 und 3) deutlich zeigen. Mit der Größenentfaltung wird die Form ihrer Bestandteile wesentlich geändert, sowie die Oberfläche reicher modelliert. Besonders fällt bei Embryonen von 1,9 cm Größe die Längenausdehnung der Urallippe in sagittaler Richtung auf, und zwar ist es der kaudale Abfall, welcher bedeutend vergrößert wurde, so daß der ursprünglich längere, umbilikale Abfall nunmehr von annähernd gleicher Ausdehnung ist (Taf. I, Figg. 2, 3). Da die rechte und linke Seitenfläche der Afterlippe nach der Schenkelfurche hin mehr entfaltet wird, verwandelt sich die Urallippe in einen flachkegelförmigen Wulst mit breiter Basis. Die Fig. 3 Taf. I, ein Medianschnitt durch die Afterlippe eines Schafembryos von 1,9 cm,

erweckt eine nicht ganz richtige Vorstellung von ihrer Form. Man denkt bei ihrem Anblick, die Urallippe sei ein schmaler, konischer Zapfen, wenn man nicht zugleich die entsprechenden Querschnitte (Fig. 4) sieht, welche die sanfte laterale Abdachung bezeugen.

Die Photographie eines nach Querschnitten durch einen Schafembryo von 1,8 cm Länge angefertigten Modells (Fig. 5 *a*) zeigt ferner, daß der konische Gipfel der Urodäalregion, der an jüngeren Embryonen so sehr auffällt (Fig. 1), trotz der Abflachung der Lippenhauptmasse sich deutlich abhebt und als kurzer Vorsprung noch lange Zeit erkannt werden kann, während die steile Neigung des Lippenabfalles mehr und mehr schwindet. Am kaudalen Abfall der Urallippe erhebt sich an der Stelle des späteren Afters das Ektoderm kuppenförmig über die Umgebung (Fig. 5 *a M*). Während die transversale Abflachung der Afterlippe weiterschreitet, tritt auf ihren beiden Seitenflächen, d. h. zwischen dem unpaaren Höcker und den Schenkelfurchen je ein symmetrischer kleiner Wulst, die Anlage des Hodensackes, bezw. der Labia majora (Fig. 4 *b*, 4 *c H*, Fig. 5 *a H*) auf.

Mit dem Wachstume der oberflächlichen Teile nimmt das Urodäum entsprechend an Größe zu und zwar hauptsächlich in kaudoapikaler Richtung. Da die ventrale Ecke der medianen Uralplatte von vorn herein bis in den Gipfel der Urallippe reicht und stets mit ihm morphologisch verbunden bleibt, so wird die Entodermplatte bei der Verlängerung der Urallippe umbilikalwärts ausgezogen (Fig. 5 *b Up*). Ihre Länge hängt also direkt von der Länge der Afterlippe ab. Diese Beziehung zwischen der Spitze der entodermalen Urodäumplatte und dem Gipfel der Urallippe bleibt für die ganze Lebenszeit bestehen. Sie gibt dem Untersucher eine sichere Marke, um den Lippengipfel in jedem Fall mit Bestimmtheit zu erkennen. Der dorsale Rand der Uralplatte dagegen zeigt keine Veränderung, er steht ganz gering entfernt von der Lippenbasis und das Afterdammfeld (Fig. 5 *a Adf*) ist nur wenig größer geworden, als ich oben beschrieben habe. Daraus glaube ich mit Sicherheit schließen zu dürfen, daß die vor dem Afterdammfeld liegende Gipfelzone der Urallippe lebhaftere Wachstumsenergie entfaltet.

Was die Form des Urodäums anlangt, so sind wesentliche Veränderungen beim Schafembryo von 1,9 cm nicht aufgetreten, abgesehen davon, daß das Urodäum überhaupt größer geworden ist und eine lange, schmale Uralplatte besitzt. Der ursprünglich dorsoventral zusammengedrückte, ein halbmondförmiges Lumen einschließende

Sinus urodaealis ist jetzt blasig erweitert, indem die dorsale Wand von der ventralen weggeschoben und wie eine Kuppel dorsalwärts konvex gekrümmt wurde, die ventrale Wand dagegen flach blieb (Fig. 3 *Us*). Umbilikalwärts verjüngt sich der blasige Sinus in einen langen Hohlstiel, der zu der exoembryonalen Allantois führt.

Ein ganz unerwartetes Bild aber zeigt die Pars analis urodaei. Statt in deutlicher Entfernung vom Ektoderm trifft man sie jetzt dem Afterdammfeld des kaudalen Lippenabfalles dicht angeschmiegt und direkt vom Ektoderm bedeckt (Fig. 3 *Pa*). Alle andern Beziehungen sind die gleichen geblieben. Ihre Verbindung mit dem Rektum einerseits, dem dorsalen Rand der Uralplatte andrerseits besteht wie vorher (Fig. 3).

Nur die Kommunikation des Analrohrlumens mit dem Sinus urodaei, welche bei den jungen Schweineembryonen (1,4 cm Länge) längs der oralen Kante der Uralplatte bestand, ist aufgehoben. Der Stilcharakter einer soliden Doppellamelle beherrscht jetzt die ganz entodermale Uralplatte und trennt die Höhle des Urodäums in zwei gesonderte Räume (Fig. 3): die Lichtung im Sinus urodaei (*Us*) und das kleine Lumen im Analrohr (*Pa*). Der zwischen beiden eingeschobene, solide Abschnitt betont die Trennung der Lumina so scharf, daß auf den ersten Anblick (Fig. 3 *Pa*) das Lumen des Analrohres eher wie ein Endabschnitt der Rektallichtung erscheint. Es sieht gerade so aus, als wäre das blind geschlossene Rektum gegen das Ektoderm gewachsen, dort durch die oberflächliche Zellschicht aufgehalten, breit gedrückt worden und hätte einen schmal zungenförmigen, hohlen Ausläufer gegen die Uralplatte vorgestoßen, ohne damit eine wirkliche Kommunikation zu erzwingen. Trotzdem spreche ich den kurzen Teil nicht als Rektum, sondern als Analrohr des Urodäums an, weil es sich genau so verhält, wie in jüngeren Stadien. Es hängt an der Dorsalecke der Uralplatte und zieht in der Medianebene der Urodäalregion als ein hohler, zylindrischer Strang dorsalwärts gegen das Rektum. Nur insofern fallen Veränderungen auf, als die Pars analis urodaei ursprünglich unter spitzem Winkel zwischen beiden eingeschaltet, sowie durch Mesoderm vom oberflächlichen Ektoderm ferngehalten war, während sie jetzt fast rechtwinklig vom Darm gegen das Urodäum zieht und dicht unter dem Ektoderm am Afterdammfeld liegt. Die Berührungszone ist sehr klein, ihre Länge beträgt nur 0,02 mm.

Wegen späterer Ereignisse will ich noch hinzufügen, daß das

Analrohr nicht ganz bis zum kaudalen Rand der Lippenbasis reicht, sondern um ein Geringes davon entfernt endet. Es legt sich also nicht dem ganzen Afterdammfeld an und läßt einen schmalen, kaudalen Streifen desselben, welchen ich die Postanalzone (Fig. 3 *Pz*) nennen will, unberührt.

Wenn man den Zustand des Analrohres bei jüngeren und älteren Schafembryonen vergleicht, kommt man zu der Ansicht, daß die Veränderung in den Größenstadien zwischen 1,4—1,9 cm Länge hauptsächlich in einer Lageverschiebung gipfelt; denn bedeutende Unterschiede in der Größe und Form sind mir nicht aufgefallen und ich konnte auch nicht finden, daß Darm und Uralplatte dorsoventral weiter auseinander gerückt wurden. Dagegen liegt das Analrohr beim Embryo von 1,9 cm Länge anders. Früher war es weiter vom Ektoderm des kaudalen Abfalles entfernt, jetzt ist es demselben parallel gerichtet und so dicht angeschmiegt, daß sogar das Ektoderm der Berührungszone vorgewölbt wird (Fig. 5*a M*). Man gewinnt also (Schafembryonen 1,5—1,9—2,2 cm Länge) den Eindruck, als sei das Analrohr durch die Mesodermschichten, welche früher zwischen dem urodäalen Darmhenkel und dem Ektoderm lagen (Fig. 2), an die Oberfläche der Urallippe herangeschoben worden. Doch möchte ich, um Mißverständnissen vorzubeugen, ausdrücklich betonen, daß ich durch diesen Ausdruck nicht einen wirklichen Vorgang schildern will, den ich nicht sehen konnte, weil ich lediglich die Befunde bei verschiedenen, jüngeren oder etwas weiter vorgeschrittenen Embryonen prüfte. Ich gebe damit nur den Eindruck wieder, den mir der Vergleich verschiedener Embryonalzustände gemacht hat.

Da außer Tourneux kein Embryologe ähnliche Gedanken geäußert hat, wird man vielleicht geneigt sein, an der Richtigkeit der Beobachtung zu zweifeln. Ich bekenne daher, daß auch mein Lehrer, Herr Prof. Fleischmann, und ich uns anfänglich sehr skeptisch gegen den Befund an dem ersten Präparate verhielten, das noch dazu nicht so deutlich wie das (Fig. 3) abgebildete war. Wir haben daher weitere Embryonen untersucht, bis wir durch günstigen Zufall noch drei andre Längsschnittserien von Schafen (2 Embryonen 1,9 cm, 1 Embryo 2,5 cm) erhielten, welche übereinstimmend die gleichen Verhältnisse erkennen ließen. Zur Kontrolle der Längsschnitte habe ich dann noch Querschnittserien durch einige Embryonen des entsprechenden Alters gelegt. Sie haben die Richtigkeit der an den Längsschnitten gewonnenen Auffassung Fleischmanns durchaus bestätigt. Endlich zeigte das Studium der Literatur, daß

Tourneux und Retterer dasselbe schon vor einem Jahrzehnt gesehen hatten.

Wegen der Wichtigkeit der Tatsache bilde ich neun aufeinanderfolgende Schnitte ab (Taf. I Fig. 6 *a*—*i*) und berichte zusammenfassend über die Befunde an diesen Serien. Der Enddarm steigt als ein verhältnismäßig dickes Rohr aus der Leibeshöhle in die solide Urodaealregion und gelangt mit schwacher Krümmung an die Pars analis urodaei, welche dem Ektoderm des Afterdammfeldes so dicht angeschmiegt ist, daß das Ektoderm ein klein wenig vorgewulstet wird (Fig. 6 *b*, *c*). Dann zieht das hohle Analrohr unter dem Ektoderm apikalwärts, freilich nicht gleichmäßig weit, sondern sich allmählich verjüngend (Fig. 6 *d*, *e*, *f*, *g*, *h*) und geht ohne Grenze in die solide Uralplatte über (Fig. 6 *i*). Durch diese Präparate ist die Existenz, sowie die morphologische Selbständigkeit des hohlen Analrohres des Urodäums einwandfrei nachgewiesen. Weitere Bestätigung wird die Analyse späterer Stadien bringen. Der Enddarm hängt wirklich mit einem röhrenförmigen Ausläufer der soliden Uralplatte zusammen.

Von besonderem Interesse erscheint der Umstand, daß nunmehr ein hohler Teil des Urodäums, eben das Analrohr, an das Ektoderm des kaudalen Abfalles der Urallippe grenzt; denn bei den jüngeren Embryonen des Schafes (1,1—1,5 cm Länge) berührte nur die solide Uralplatte das Ektoderm. Das Urodäumlumen lag viel tiefer in der Rumpfwand am oralen Rand der Uralplatte, im Sinus und im Analrohr, während jetzt eine unzweifelhaft innerhalb der entodermalen Anlage entstandene Lichtung direkt unter dem Afterdammfeld liegt. Die solide Uralplatte hat freilich noch gar keine Anstalten getroffen, um den Formzustand des hohlen Uralkanals zu gewinnen.

Das Ergebnis unsrer Untersuchung verträgt sich nicht mit der landläufigen Lehre über die Teilung der Kloake. Wenn man es genau überdenkt, wird man zu dem Schlusse gedrängt, die Abtrennung des Enddarmes vom Urodäum muß auf eine ganz andre Weise erfolgen, als man bisher annahm. Schon die stilistische Grundform des Urodäums widerstreitet der allgemein gefestigten Meinung, daß zwei laterale Längsfalten an der Seitenwand der Kloake auftreten, um eine dorsale, halbrinnenförmige Zone derselben als zylindrisches Endstück des Rektums abzugliedern; denn statt einer wirklichen Höhle und statt der Trennungsfalten, die nach Retterer, Reichel, Keibel usw. bei Embryonen von 1,9 cm Länge deutlich

werden müßten, fanden wir das Urodäum in der Teilungszone als solide Platte ohne Hohlraum und deshalb auch ohne Seitenfalten. Also kann von einer Spaltung des Urodäums im Sinne RATHKES gar nicht die Rede sein. Die künftige Isolierung des Enddarmes ist auf eine ganz andre Weise durch die Existenz eines Analrohres des Urodäums vorbereitet. Dasselbe wird zunächst, ohne daß sein Zusammenhang mit dem Urodäum aufgehoben würde, an das Afterdammfeld des kaudalen Lippenabfalles verlagert. Der After selbst entsteht hierauf durch einen sonderbaren Prozeß, welcher den bisherigen Untersuchern entgangen ist.

Ich würde nicht gewagt haben, diese Ansicht mit so bestimmten Worten vorzutragen, wenn wir nicht auch beim Schwein übereinstimmende Beobachtungen gemacht hätten. An einigen Präparaten ist sogar die Anlagerung des Analrohres noch viel augenfälliger, als beim Schafe. Zur Bekräftigung meiner Angabe will ich einen schönen Längsschnitt durch einen Schweineembryo von 2 cm Länge abbilden (Taf. I Fig. 7).

Ohne ausführliche Erklärung sieht man daran das Analrohr (*Pa*) gegen das Ektoderm des Afterdammfeldes am kaudalen Lippenabfall (*Ka*) hinter der soliden Uralplatte herangeschoben und seine distale Wand stark verdünnt, sowie buckelartig vorgewölbt (Fig. 7 *M* — Fig. 5 *a M*). Im Gegensatz zu den Präparaten vom Schafe ist hier das Lumen am oralen Rand der Uralplatte nicht verschwunden. Die Höhlen des Sinus urodaei, des Enddarmes und des Analrohres stehen in direkter Kommunikation. Beim Vergleich mit einem jüngeren Schweineembryo (Taf. I Fig. 2) kann es gar keinem Zweifel unterliegen, daß die Anwesenheit einer deutlichen Höhle dicht unter der Oberfläche des Afterdammfeldes allein der Verlagerung des Analrohres zu danken ist; denn die ganze bis zum Gipfel der Afterlippe reichende Uralplatte (*Up*) entbehrt noch durchweg jeglicher Lichtung. Wichtig ist die starke Krümmung des Analrohres gegen den Enddarm selbst, danach suche ich die Grenze zwischen beiden gerade an der Stelle (Fig. 7), wo der ziemlich gerade ziehende Darm mit einem Male ventral konvex abbiegt. Histologische Merkmale, nach welchen man das Epithel des Darmes vom Epithel des Urodäums sicher unterscheiden könnte, sind nicht vorhanden.

III. Die Entstehung des Afters.

Wenn wir bei älteren Embryonen das Rektum vom Urodäum abgetrennt und durch den Kotafter nach außen münden sehen, so

erheben wir die Frage, was aus dem Analrohr, der Pars analis urodaei geworden sei.

Soweit meine Erfahrung reicht, läßt sich dieses Problem durch die Untersuchung von Schafembryonen leicht lösen, weil hier die Verhältnisse am klarsten sind, indem eine für die morphologische Deutung außerordentlich wichtige Phase der Afterbildung sehr lange Zeit währt. Als Resultat meiner Beobachtungen darf ich mit Sicherheit angeben, daß der Afterbildung eine Teilung des Urodäums vorausgeht. Es wird nämlich das Analrohr von der Uralplatte losgelöst, um dem Rektum als Endstück zu verbleiben.

Dank einem glücklichen Zufalle traf ich Schafembryonen von 2,6—2,7 cm Länge, bei welchen die Trennung des Enddarmes vom Urodäum erfolgt, jedoch die Afteröffnung noch nicht gebildet war. An Längsschnitten derselben (Taf. I Figg. 8 und 9) fällt zunächst eine den künftigen Kotafter überspannende Decke, die sogenannte Aftermembran (Fig. 9 *M*) der Autoren auf. Unter derselben liegt das Rektum nicht als zylindrisches Rohr, sondern man erkennt eine ventrale Ausbuchtung seines Lumens dicht unter der Aftermembran, die apikalwärts gegen die solide Platte des Urodäums gerichtet ist. Im Zusammenhang mit den oben beschriebenen Beobachtungen führte uns der Befund zu dem Schlusse, daß die geringfügige, vielleicht von manch anderm Untersucher gesehene Formbesonderheit eine tiefere Bedeutung habe. Jetzt spreche ich sie mit voller Überzeugung als den dorsalen Ausläufer des Urodäums, als das Analrohr (Figg. 8 und 9 *Pa*) an und behaupte, bei den Säugetieren vollzieht sich die Emanzipation des Enddarmes so, daß das ihm in früher Embryonalzeit anhaftende Analrohr von der soliden Uralplatte abgelöst wird, aber mit dem Rektum in direktem Zusammenhang bleibt. Wenn später die Afteröffnung entsteht, so mündet an diesem Punkte der Körperoberfläche nicht das Rektum, sondern das minimale Analrohr als Endstück des Rektums aus. Der Beweis für meine Behauptung ist leicht durch den Vergleich der Figg. 2, 3, 7, 9, 8 (Taf. I) zu führen. Bei dem kleinen Embryo (Fig. 3) sieht man das hohle Analrohr parallel der äußeren Oberfläche gegen die Uralplatte ziehen, als ein unzweifelhaft entodermales Gebilde. Bei 2,7 cm langen Schafembryonen hängt am Rektum noch derselbe Fortsatz, in der gleichen Richtung ziehend, bloß mit dem Unterschied, daß das Analrohr näher an die Oberfläche verlagert und ganz in die dort auffallend dick erscheinende Epitheldecke der Afterlippe

eingefügt ist (Fig. 9). In beiden Fällen erscheint das Lumen des Analrohres weit, ja man darf sogar behaupten, es sei bei dem älteren Schafembryo voluminöser geworden. Ferner hängen die proximalen Entodermschichten des Analrohres und der Uralplatte wirklich zusammen (Fig. 3 *Pa* und *Up*, ferner Fig. 6 *b* mit Fig. 6 *h*). Angesichts der abgebildeten Präparate bin ich der Notwendigkeit einer eingehenden Schilderung um so mehr überhoben, als der Befund nicht vereinzelt oder zufällig war. Ich habe eine ganze Anzahl von Schafembryonen beobachtet, bei denen ich die Verbindung des Analrohres mit der Uralplatte oder wenigstens eine den ehemaligen Zusammenhang deutlich aussprechende Form des Lumens im Analrohr fand. Noch bei Embryonen von 3,1 und 3,5 cm traf ich dieses Verhalten. Wegen der Wichtigkeit der Beobachtung kann ich nicht umhin, einige Längsschnitte zum Beleg beizufügen (Taf. I Figg. 10 und 11). Die Figg. 8—11 illustrieren nicht bloß den lange währenden Konnex zwischen Urodäum und Analrohr, sowie die Längenausdehnung des letzteren auf den Stadien zwischen 2,6—3,5 cm Länge, sondern sie bezeugen auch (Figg. 8, 9, 10), daß das anale Urodäum zu dieser Zeit noch keine äußere Öffnung, d. h. keinen Kloakenmund besitzt. Die in der Analregion des Embryos befindliche Lichtung ist ausschließlich innerhalb des entodermalen Bereiches entstanden. Das Ektoderm des kaudalen Lippenabfalles hat nicht die leisesten Anstalten zur Differenzierung irgendwelcher, wenn auch noch so seichter Gruben proktodäaler Natur getroffen.

Um ganz sicher bei der Deutung der Präparate zu gehen, habe ich neben den Längsschnitten mehrere Querschnittserien durch Schafembryonen des entsprechenden Alters gelegt. Sie bestätigen erfreulicherweise die Ansicht, welche Herr Prof. Fleischmann aus den Medianschnitten abgelesen hatte. Ich bilde einige der schönsten Schnitte durch einen 2,6 cm großen Schafembryo ab, um den Beweis der Richtigkeit zu vervollständigen (Taf. II Fig. 12). Man sieht hier unter dem Ektoderm des Afterdammfeldes das Analrohr als einen weiten Epithelkanal liegen (Fig. 12*b*—Fig. 12*g*) und überzeugt sich beim Studium der Schnittserie, daß das Analrohr direkt mit dem Rektum (Fig. 12*a*) zusammenhängt und apikalwärts zieht (Fig. 12*b* bis Fig. 12*h*). Dabei verengt sich sein Lumen ganz allmählich, kurz vor der Uralplatte hört es ganz auf (Fig. 12*h*). Die Längsschnitte zeigen genau dasselbe Verhalten. Die anale Urodäallichtung spitzt sich zungenförmig gegen das apikale Ende des Analrohres zu (Figg. 8, 9, 10, 11 *Pa*).

Diese Querschnitte stellen im Zusammenhalt mit den jüngeren Stadien die entodermale Natur des Analrohres außer Frage und beseitigen endgültig die Vorstellung, als wüchsen seitliche Epithelfalten in die Kloake, um das Rektum abzutrennen. Vorgänge im Mesoderm können nur in zweiter Linie eine Rolle spielen. Als Hauptsache erscheint mir der Umstand, daß bei den Säugerembryonen Enddarm und Urodäum durch das entodermale, schräg gekrümmte Analrohr in Verbindung stehen, daß dieser Zusammenhang bei Schafembryonen von 1,4—2,7 cm Länge überhaupt nicht alteriert wird, und daß das Analrohr, trotzdem mehrere Mesodermschichten ursprünglich dazwischen liegen, allmählich an den kaudalen Lippenabfall geschoben wird, bis es dem Ektoderm so dicht angeschmiegt ist, daß es dasselbe in der Analgegend sogar emporwulstet und einen ganz niedrigen Höcker erzeugt (Fig. 6*c*, Fig. 12*d*).

Nachdem ich die Richtigkeit meiner Angaben eingehend belegt habe, will ich den Prozeß der Afterbildung zusammenfassend behandeln.

Eine Kloakenöffnung an der Haut existiert bei jungen Säugerembryonen überhaupt nicht. Bloß die solide Uralplatte grenzt anfänglich an das Ektoderm. Die an die spätere Afteröffnung anschließende Lichtung kommt, wie ich genugsam gezeigt zu haben glaube, erst dann an den kaudalen Abfall der Afterlippe, wenn das von vornherein hohle Analrohr distalwärts verlagert wird. Trotz der geänderten Verhältnisse bleiben aber Enddarm und Uralplatte durch das Analrohr verbunden. Der dorsoventrale Abstand beider Teile ist dabei kaum größer geworden. Man kann ihn jetzt durch das Studium des ganz superficiell streichenden Analrohres messen, das bereits deutlich die Afterdammregion charakterisiert. Die Wachstumsenergie des Analrohres ist niemals groß. Es streckt sich, wie Fig. 3 u. 9 (Taf. I) zeigen, wohl in die Länge, allein rasch hat es das Maximum seiner kaudo-apikalen Ausdehnung erreicht und löst sich nun von der weiter apikal reichenden Uralplatte los. Wenn ich eben ausschließlich von der Dehnung des Analrohres sprach, wollte ich nicht verkennen, daß das anstoßende Mesoderm der urodäalen Rumpfwand gleichfalls entsprechend dicker wird und eine zwischen Enddarm und Urodäum eingeschobene Masse bildet, welche die Anlage der Dammmasse (*D*) vorstellt. Die Lösung des Analrohres erfolgt langsam; denn man findet viele Stadien, in welchen seine ventrale Wand ohne Grenze in die Uralplatte übergeht (Fig. 9). Ist sie aber einmal definitiv erfolgt, so ist die ursprünglich einheitliche

Anlage des Urodäums in zwei ungleich große Stücke zerrissen, in das kleine, apikalwärts spitz ausgezogene Analrohr, Pars analis urodaei, das dem Rektum zugesellt bleibt, und die große Pars urogenitalis, d. h. den Sinus urodaei und die solide Uralplatte, die sich längs des kaudalen Lippenabfalles bis zum Gipfel erstreckt (Taf. I Figg. 8, 10, 11). Damit ist zugleich der Damm (*D*) gebildet als ein zunächst noch schmaler Balken mesodermalen Gewebes, der zwischen den epithelialen Anlagen des Enddarmes und des Canalis urogenitalis eingeschoben ist, und an das Ektoderm des Afterdammfeldes grenzt.

Es empfiehlt sich jetzt, das Schicksal beider Teilprodukte gesondert zu besprechen, zunächst das weitere Verhalten des Analrohres. Dasselbe verändert sich nach der Abtrennung vom Urodäum fast gar nicht. Es liegt wie eine flach gedrückte, über die Lippenfläche wenig vorragende Entodermblase unter dem Ektoderm und verkürzt lediglich seinen engen apikalen Fortsatz. Längsschnitte erhellen am besten seinen Wert als besondere Darmkammer. Denn man sieht sehr deutlich das zylindrische Lumen des Enddarmes kurz unter der Aftermembran sich verengen und hierauf in die flach gedrückte Lichtung der urodäalen Analkammer übergehen, die in Form einer breiten Stempelplatte kaudal wie apikal über das Ende des eigentlichen Rektums vorspringt (Taf. I Figg. 8, 9, 10, 11). Außerdem treten histologische Unterschiede auf, deren Berücksichtigung es gestattet, das Analrohr als besonderen, für die Säugetiere ausschließlich charakteristischen Abschnitt des Urodäums zu betrachten. Die Wand des Analrohres wird nämlich durch mehrschichtiges Epithel von genau dem gleichen Typus bekleidet, wie man ihn im Urodäum und in der Uralplatte beobachtet. Diese Eigenschaft tritt sowohl an der distalen Wand unter dem Ektoderm, d. h. am Afterdeckel, als auch an der proximalen Wand gegen den Enddarm schon bei Embryonen von 2,6 cm Länge auf. Bei älteren Embryonen sieht man das mehrschichtige Epithel an Deutlichkeit und Ausdehnung zunehmen, bis schließlich proximal an der Aftermembran ein ansehnlicher, scheinbar dem Enddarm zugehöriger Abschnitt von mehrschichtigem Epithel ausgekleidet ist. Es unterliegt keinem Zweifel, daß die histologische Veränderung die Bildung der längst bekannten Pars analis recti mit ihrem mehrschichtigen Plattenepithel einleitet.

Indem wir auf diese Tatsache großes Gewicht legen, glauben wir darin einen neuen Beweis für die Deutung der bisherigen Vorgänge erblicken zu dürfen, zumal der gleiche Epithelcharakter für

die Schleimhaut des Uralsinus und Canalis urogenitalis die Regel ist; denn wir schließen, wenn eine übereinstimmende histologische Differenzierung an zwei entodermalen Derivaten konstatiert wird, deren Zusammenhang in früher Embryonalzeit durch direkte Beobachtung feststeht, so kann dies nur die olge der genetischen Verwandtschaft beider sein. Infolgedessen hatten wir Recht, das Analrohr als dorsalen Ausläufer des Urodäums bereits in den jüngeren Stadien anzusprechen (vgl. oben S. 27). Jedenfalls aber darf ich mit Bestimmtheit behaupten, daß das mehrschichtige Plattenepithel im urodäalen Analrohr nicht vom Ektoderm herrührt; denn zu jener Zeit, da die Differenzierung erfolgt, ist der Afterdeckel noch vollkommen geschlossen. Ektodermzellen können also unmöglich an diesen Ort gelangt sein.

Die morphologische Bedeutung unsrer Auffassung ist sehr weittragend; denn damit wird für die Säugetiere das bei Sauropsiden gültige Gesetz bestätigt, daß der Enddarm nie direkt an das Ektoderm des Afterfeldes stößt. Stets ist eine besondere Endkammer, das anfangs blind geschlossene Urodäum, dazwischen geschaltet, welches gegen die Haut durchbricht und einen gemeinsamen Kanalabschnitt für die Ausfuhr von Kot, Harn und Geschlechtszellen darstellt. Bei den Reptilien und Vögeln erfährt dasselbe eine beträchtliche Größenentfaltung und Formeigenschaften verschiedener Art, während es bei Säugern eng auftritt und in zwei ungleich große Abschnitte zerlegt wird. Doch kann man an der allgemeinen Homologie der Ausgangsformen nicht zweifeln. Erfolgt später die Trennung des Urodäums in das kleine am Rektum haftende Analrohr und dessen Umformung zur blinden urodäalen Analblase oder Rektalurodäum, so ist die intime Beziehung des Urodäums zum Enddarm, welche alle Amnioten charakterisiert, nicht aufgehoben. Es ist bloß ein kleiner Abschnitt des Urodäums selbständig geworden. Dieser dauert zeitlebens, nachdem die Analmembran geschwunden ist, als kurzes Mündungsstück des Rektums, d. h. als Pars analis recti und bezeugt die großartige Stileinheit in der Formenwelt der Amnioten, während dem größeren Teil des Urodäums (Pars urogenitalis) ausschließlich die Ausleitung von Harn und Geschlechtszellen vorbehalten wird.

Der Afterdeckel bleibt bei Schafembryonen bis zu 3,5 cm Länge unverändert wie eine Verschlußkappe auf der späteren Afteröffnung liegen. Erst bei älteren Schafembryonen von 3,6—4,5 cm Länge ist die teilweise Zerstörung der peripheren Wand des Analrohres zu

beobachten und zwar an deren Vordergrenze, dort, wo das zungenförmige Lumen bei jüngeren Embryonen liegt (Taf. III Fig. 13, 16). Ich fand den Afterdeckel vollständig bei drei Schafembryonen von 2,6 cm, bei einem Embryo von 2,9 cm, bei drei Embryonen von 3,1 cm, bei drei Embryonen von 3,3 cm, bei einem Embryo von 3,5 cm Länge, dagegen war er etwas zerrissen bei je einem Embryo von 3,6 cm, 3,7 cm, 3,8 cm, 3,9 cm, 4 cm und 4,1 cm Länge. Nachdem der Afterdeckel zerrissen, mündet die Höhle des Analrohres frei an der Haut. Kleine Epithelfetzen an der Rißstelle erhalten sich jedoch noch sehr lange; ich konnte sie bei je einem Embryo von 4,5 cm, 4,8 cm, 5 cm, 5,3 cm, 6 cm, 6,5 cm und 10 cm nachweisen (Taf. III).

Da beim Schwein die Vorgänge weniger durchsichtig sind, erwähne ich sie nachträglich. Hier wird, wie früher (S. 35) dargelegt wurde, das Analrohr gleichfalls an das Afterdammfeld geschoben. Sein Lumen ist weiter als beim Schaf und kommuniziert frei mit dem Sinus urodaei längs des dorso-oralen Randes der Uralplatte. Aber der Zustand bleibt nicht so lange erhalten wie beim Schaf. Der Afterdeckel verschwindet sehr bald. Schon bei Embryonen von 1,9 cm Länge mündet der Enddarm frei nach außen. Dann ist es nicht mehr möglich, die Rektalkammer des Urodäums genauer zu begrenzen. Ich habe bloß den Zusammenhang des Analrohres mit der soliden Uralplatte an mehreren Präparaten konstatiert. Ein einziges Mal fand ich am Kaudalrande der Uralplatte eine unbedeutende Einsenkung, welche man als letzten Rest des Verbindungsganges deuten muß. Ich schließe daher nur nach Analogie, daß die kurze Pars analis recti des Schweines aus dem Analrohre entstanden sei.

IV. Die Bildung der Urodäalpforte (Orificium urodaei).

Nachdem das Urodäum seinen dorsalen Ausläufer, die Pars analis als einen integrierenden Bestandteil an das Rektum abgegeben und den Zusammenhang mit ihm vollständig gelöst hat, liegt der größere ventrale Teil des Urodäums, Pars urogenitalis, in der postumbilikalen Rumpfwand. Er gewinnt eine besondere Öffnung an der Hautoberfläche: die Uralpforte, Orificium urodaei s. urogenitale. Von der Entstehung und Weiterentwicklung der Uralpforte gestatten mir die reichlich vorhandenen Schnittserien nachfolgendes Bild zu entwerfen.

Bei Schaf- und Schweineembryonen von 1,9 cm Größe stößt die

solide Uralplatte an einen medianen, höchstens 0,08 mm breiten Ektodermstreifen im Bereich des kaudalen Abfalles der Urallippe. Die Berührungszone, an welcher es schwer fällt, eine scharfe Grenze zwischen ektodermalen und entodermalen Zellen zu ziehen, erstreckt sich bis zum Gipfel der Urallippe (Figg. 3, 4, 5*b* *Up*).

Nahe dem Gipfel erscheint frühzeitig beim Schwein eine geringfügige Modellierung der Oberfläche, indem rechts und links von der anstoßenden Medialkante der Uralplatte sehr niedrige ektodermale Längswülste entstehen, welche über den ektodermalen Grenzstreifen vorspringen und ihn scheinbar an den Boden einer seichten Rinne versenken. Letztere verstreicht basalwärts und scheint überhaupt keine morphologische Bedeutung zu haben. Beim Schaf habe ich nichts Ähnliches gefunden. Hier stößt das vordere Ende der Uralplatte an eine kleine Scheibe verdickten Ektoderms (Fig. 3 *Eh*), welche am Gipfel liegt und auch später, wenn sie weitere Differenzierungen erfährt, immer kenntlich bleibt. Aus ihr entwickelt sich das oftmals beschriebene Epithelhörnchen der Glans. Es soll uns fernerhin als Marke dienen, um den apikalen Rand der Uralplatte zu bestimmen.

Die Uralpforte entsteht in nächster Nachbarschaft des Afters. Kaum hat sich nämlich das Analrohr vom Urodäum losgelöst, so daß ein ganz minimaler Damm zwischen ihm und der Uralplatte eingeschoben ist, so sieht man die Eröffnung des äußern Uralspaltes durch Vorgänge in der soliden Entoderm-Doppellamelle des Urodäums vorbereitet, indem die Lichtung vom Sinus urodaei kaudalwärts gegen die Oberfläche der Afterlippe vordringt. Das geschieht ziemlich rasch. Bald erstreckt sich das Lumen längs des dorsalen, dem Rektum zugekehrten Randes der Pars urogenitalis bis nahe an die ektodermale Fläche des Lippenabfalles, dadurch die Uralplatte selbst in den Formzustand eines Hohlrohres überführend (Taf. I Fig. 8, Taf. III Figg. 13, 16). Nun sind die Bedingungen für den Durchbruch gegeben. Das entodermale Lumen wird von außen her zugänglich, weil die letzten Grenzschichten zerstört und die rechte wie linke Epithelwand etwas lateralwärts ausgebaucht werden (Taf. II Fig. 15). Die Eröffnung erfolgt aber nicht über die ganze Länge der Uralplatte, sondern bloß an ihrer kaudalen Ecke, ventral vom Afterdammfeld und in direkter Fortsetzung des im Uralrohr befindlichen Lumens. Darum liegen After und Uralpforte (Figg. 8, 11) einander außerordentlich nahe. Dieser Prozeß spielt bei Schaf- und Schweineembryonen von ungefähr 2,6 cm Größe. Nur in einem Falle sah

ich bei einem 2 cm langen Schweineembryo die Uralpforte schon gebildet.

Der Zugang zur Pars urogenitalis wird also ebensowenig wie das Afterloch durch einen aktiven, im oberflächlichen Ektoderm der Afterlippe spielenden Prozeß geschaffen. Er ist vielmehr das Endergebnis der in der entodermalen Uralplatte kurz nach der Abtrennung des Rektalurodäums vordringenden Spaltung, welche die Höhle des Sinus urogenitalis distalwärts fortführt, bis sie an die oberflächlichste Zone der Uralplatte gelangt ist. Aber wie die Uralplatte lange Zeit als solide Epithelanlage bestanden hat, so widersetzt sie sich weiterhin der vollständigen Durchhöhlung. Nur am kaudalen Rande gelangt die Lichtung des Urodäums und zwar als eine sehr enge zylindrische Höhlung bis zur Oberfläche des kaudalen Lippenabfalles, um hier in die schmale, längsovale Uralpforte zu münden, deren hinterer Rand direkt an den schmalen Damm stößt (Fig. 11). Der größere apikale Teil der Uralplatte zieht ungespalten bis zum Gipfel der Urallippe, apikalwärts immer niedriger werdend. Man kann es daher als einen Stilcharakter für das Urodäum der Säuger bezeichnen, daß es den Formzustand der soliden Epithelplatte möglichst lange bewahrt und auch der vom Sinus urodaei her eindringenden Lichtung keine große Ausdehnung gestattet.

Die Art der Aushöhlung der Platte ist besonders schön in demjenigen Teile der Uralplatte zu beobachten, welcher vor der Uralpforte an der Basis des Lippengipfels liegt. Die Befunde an vielen Schnittserien zusammenfassend stelle ich folgende Ereignisse fest. Von der langgezogenen ovalen Uralpforte, in welche der Canalis urogenitalis unter trichterförmiger Verbreiterung übergeht, sieht man kleine Spalthöhlen apikalwärts in das Entodermepithel der Uralplatte eindringen. Sie liegen, wie ich ausdrücklich hervorhebe, stets unter dem Niveau der Lippenfläche, d. h. sie arbeiten in tieferen Zonen der Uralplatte an der Eröffnung, während die oberflächlichste Schicht der Entodermzellen lange unberührt bleibt. Auf diese Weise entstehen feine Spalten, unregelmäßige Hohlräume in der Platte, welche gleich winzigen Miniergängen zwischen den Zellen vordringen, miteinander zusammenfließen und der Platte allmählich den soliden Charakter rauben (Figg. 14 und 15 *Up*). So dringt ohne Gefährdung der äußersten Ektodermschicht die Höhlung von der Uralpforte, als von einem Stützpunkte aus, in der apikalen Hälfte der Uralplatte weiter, bis schließlich die ganz dünne Zellmembran, welche den apikal vorgetriebenen Stollen noch bedeckt, einreißt und den

Hohlraum frei nach außen eröffnet. Der Rand der Uralpforte erscheint darum oft unregelmäßig gezackt durch die mehr oder weniger großen Epithelfetzen der durchrissenen Epitheldecke (Figg. 14, 16, 17). Inwieweit bei der Eröffnung des Uralrohres auch Ektodermzellen der Urallippe zerstört werden, vermag ich nicht zu entscheiden. Längs der Uralplatte fehlt jede deutliche Grenze zwischen beiden Keimblättern und ich habe trotz aller Bemühung keinen Maßstab gefunden, das Territorium des einen von dem andern zu unterscheiden. Immerhin glaube ich die passive Rolle des Ektoderms beim Durchbruch behaupten zu dürfen.

Nachdem die Uralpforte entstanden ist, dient sie als Ausgangsöffnung des Sinus urogenitalis. Sie entspricht also bei weiblichen Tieren der Rima pudendi, bei männlichen Tieren dem Orificium urethrae.

V. Der sexuelle Dimorphismus der Afterlippe und der Uralplatte.

Bisher sind die Vorgänge, welche zur Bildung des Afters und der Uralpforte führen, ohne Rücksicht darauf, ob es sich um männliche oder weibliche Embryonen handelt, geschildert worden, weil sich die künftige Geschlechtsdifferenzierung in den jungen Stadien nicht erkennen läßt, und weil die ersten ontogenetischen Phasen beiden Geschlechtern gemeinsam zu sein scheinen. Sobald aber die Abtrennung des Analurodäums von der Uralplatte erfolgt ist, werden die morphologischen Eigenschaften der Afterlippe in sexuell divergenter Weise verändert und der geschlechtliche Dimorphismus immer mehr gesteigert.

Ich will diese Ereignisse zusammenfassend besprechen und beginne mit Schafembryonen von 2,6 cm Länge, deren Analrohr eben von der Uralplatte abgelöst wurde. Die Afterlippe springt hier noch als ein ansehnlicher Zapfen aus der hintern Rumpfwand zwischen beiden Extremitäten, Schwanz und Nabel heraus. An ihrem kaudalen Abfall kann man eine kurze, wenig vorgewölbte Zone nahe der Basis als Afterdammregion unterscheiden, wo dem Ektoderm das Analrohr angelagert ist (Taf I Fig. 8 und 9 *Adf*). Bald darauf, d. h. bei Schafembryonen von 2,7—3,0 cm Länge, erfolgt von innen her die Eröffnung der Uralpforte dicht vor dem kurzen Afterdammfeld, während das anale Urodäum noch lange Zeit geschlossen bleibt. Zugleich verändert die Urallippe ihre Gestalt, indem ihre ganze Peripherie sowohl kaudalwärts als umbilikalwärts und lateral

abgeflacht und verbreitert wird. Infolge dorsoventralen Wachstums zieht sich der kaudale und umbilikale Abfall der Urallippe lang aus, ferner nimmt durch gleichzeitiges transversales Wachstum die laterale Abdachung der Urallippe gegen die Schenkelfurchen an Breite zu und verliert ihre Schrägneigung immer mehr. Infolge dieser Gestaltsveränderung wird der basale Körper der Urallippe in eine sanft gewölbte Fläche, das Basalfeld verwandelt (Taf. III Figg. 13, 16, 17, 18, 19). Der eigentliche Gipfel der Urallippe aber dauert als ein dünner, ziemlich langzylindrischer, oben abgerundeter Zapfen. Er entspricht dem, was andre Untersucher den »Genitalhöcker s. str.« genannt haben. Ich werde ihn seiner künftigen Bestimmung gemäß Phallushöcker heißen (Figg. 13, 16, 17, 18, 19 *Ph*).

An dem Basalfelde kann man vier Hauptzonen unterscheiden, eine dorsale Zone: das Afterdammplateau, Area anoperinealis (Figg. 13, 17, 18, 19 *Adf*); sie ist durch eine ganz seichte, hinter dem Analrohre abfallende Furche, die Postanalfurche (*Pf*), von der Schwanzwurzel geschieden, liegt ziemlich eben, schließt den Afterdeckel ein und reicht bis zum kaudalen Rande der Uralpforte; ferner die lateralen Zonen neben den Schenkelfurchen, endlich einen schmalen, stärker gewölbten Teil dicht hinter der Wurzelfurche des Nabelstieles, den Umbilikalwulst (Figg. 13, 17, 22—24 *W*). Wie die Abbildungen 21, 22 bezeugen, hat der frühere kaudale Abfall der Urallippe durch die Abflachung eine fast rechtwinklige Einknickung erfahren, welche den Gegensatz des Afterdammplateaus und des Phallushöckers schuf. Der umbilikale Abfall dagegen behielt seine schroffe Neigung gegen den Nabelstiel, nur an seiner Basis ist der kleine Wulst entstanden.

Die Uralpforte liegt im Niveau des Afterdammplateaus. Aber die solide Uralplatte erstreckt sich längs der kaudalen Fläche des Phallushöckers bis zum ektodermalen Epithelhörnchen (*Eh*) an dessen Spitze; denn die seit der ersten Anlage existierende innige, morphologische Beziehung zwischen Uralplatte und Lippengipfel hat als eine wichtige, morphogenetische Regel während des ganzen Lebens Geltung.

Die Uralpforte liegt nun gerade an der kaudalen Hälfte der Basis des Phallushöckers. Sie ist also zwischen das Afterdammplateau und den Phalluszapfen eingeschoben und markiert dessen dorsale Grenze, während der Umbilikalwulst die ventrale Basis des Phalluszapfens bildet. Der obere Rand des Umbilikalwulstes liegt

in der Verlängerung einer an das Afterdammplateau gelegten Tangentialebene (Figg. 13, 17, 22).

Da die Uralpforte die Öffnung der Uralplatte bildet, so erfordert der Zusammenhang eine etwas eingehende Besprechung der letzteren; sonst werden die späteren Ereignisse nicht verständlich. Die Uralplatte ist das kaudale Endstück der ventralen Teilhälfte des Urodäums. Sie liegt einem zwar schmalen, jedoch langgestreckten Ektodermstreifen am kaudalen Abfall der Afterlippe an. Solange die Urallippe klein und zapfenförmig ist (Schafembryonen bis 1,8 cm Länge), zieht die Uralplatte direkt längs der kaudalen Fläche und zeigt ungefähr dreieckigen Umriß bei Profilansicht (Fig. 3). Wenn aber die Einknickung des kaudalen Abfalles erfolgt, daß Afterdammplateau und der Phallushöcker abmodelliert werden, erfährt die Platte gleichfalls eine Beugung. Ihre an das Ektoderm anstoßende Kante verläuft dann in bogenförmiger Krümmung, zum Teil in der Ebene des Afterdammplateaus, zum Teil gipfelwärts ansteigend (Taf. I Figg. 8, 9, 10, 11, Taf. III Figg. 13, 16, 19, Figg. 20—24). Darum sind an der Anlage der Pars urogenitalis urodaei jetzt drei Zonen nach Lage und Verlauf zu unterscheiden:

a) Der Sinus urodaei (*Us*). Er zieht von der Mündung der Wolffschen Gänge ziemlich gerade, d. h. parallel dem Rektum und senkrecht zum Afterdammplateau gegen die Haut.

b) Die Zone der Uralpforte (*Uo*). Sie ist die Fortsetzung des geraden Sinus urodaei und vermittelt durch eine sanfte, dorsalkonvexe Beugung den Übergang der Uralplatte in den tangentialen d. h. dem Afterdammfeld parallelen Verlauf.

c) Der Phallusabschnitt der Uralplatte oder die Phallusleiste (*Phl*). Sie zieht längs der Kaudalfläche des Phalluszapfens bis zum Epithelhörnchen an dessen Spitze.

Man kann die Formeigentümlichkeit der Pars urogenitalis auch so ausdrücken, daß man sagt, dieselbe erleide eine zweimalige, fast rechtwinklige Knickung (Figg. 9, 11, 13, 24). Nur muß man sich die Beugungsecken abgerundet vorstellen und die Uralpforte an dem zwischen den Knickungswinkeln eingeschlossenen Abschnitte suchen.

Die Form der Phallusleiste bietet wenig Interesse. Sie gleicht einer schmalen Epithelzunge des Entoderms und springt als niedrige Medianlamelle in das Mesoderm des Phallushöckers ein.

Wichtig dagegen ist die Zone der Uralpforte, die ich kurzweg den Kelch des Urodäums nennen will. Sie erweitert sich

trichterförmig gegen das Ektoderm, gleicht also in der Profilansicht dem lateinischen Buchstaben V (Taf. III Figg. 23, 24, *Pg*), dessen Spitze gegen den Sinus urodaei schaut, dessen beide Schenkel aber etwas gekrümmt gezogen sind. Wenn man den Vergleich weiter ausspinnen will, kann man sagen, der ventrale Schenkel des V sei länger gestreckt und stumpfwinklig abgebogen, um die Phallusleiste zu bilden.

Die nach der Eröffnung der Uralpforte einsetzenden Vorgänge bezwecken im wesentlichen eine Verlagerung des Phalluszapfens samt dem zugehörigen Abschnitte der Uralplatte durch Wachstum einer medianen Zone der Urallippengegend in oraler Richtung, so daß der Abstand des Phalluszapfens von der ventralen Schwanzfläche (*s*) größer wird (Taf. III Figg. 20—23). Die zugleich erfolgende Abbiegung des Phalluszapfens in dorsaler Richtung, wodurch dessen umbilikaler Abfall stark konvex gekrümmt, der Gipfel dem Afterplateau entgegen gekehrt wird, ist von nebensächlicher Bedeutung (Taf. III Figg. 21—23).

Männliche und weibliche Tiere unterscheiden sich rasch durch den Grad, welchen die Verschiebung des Phallushöckers erreicht. Bei den Weibchen ist sie unbedeutend; der Phallushöcker bleibt nahe dem After stehen (Taf. III Figg. 23—25). Bei den männlichen Schafen und Schweinen dagegen wandert der Phallushöcker in oraler Richtung weit vom After weg (Figg. 13, 17).

Die Verschiebung des Phallushöckers hat einen bedeutenden Einfluß auf die Form des Uralkelches; denn dessen ventraler, als Phallusleiste verlängerter Schenkel wird dadurch oralwärts ausgezogen.

Wenn man auf den Figg. 8, 9, 11, 13, 17 dessen inneren, an das Mesoderm der Uralregion stoßenden Rand verfolgt, sieht man ganz deutlich, wie derselbe mit dem Größenwachstum des Embryos länger wird, und wie die an der Basis des Phalluszapfens liegende Kelchzone oralwärts enorm zunimmt, um die Verbindung mit dem weiter gegen den Nabel vorrückenden Phalluszapfen nicht zu verlieren; denn die Uralplatte muß ja nach der vom embryonalen Beginn an gegebenen Regel bis zum Gipfel der Urallippe reichen.

Da nun bei den Weibchen der Phallushöcker einen geringen Abstand vom After bezw. der Schwanzwurzel bewahrt (Taf. III Figg. 16, 18, 19, 23—25), muß die fortschreitende Aushöhlung der Uralplatte einen länglich ovalen Spalt als Uralpforte erzeugen, während der Damm schmal bleibt.

Bei den Männchen führt das Wachstum der Lippenbasis zu ganz exzessiven Resultaten, indem der Umbilikalwulst, der Phalluszapfen

und die Kelchzone der Uralplatte sehr weit oralwärts vorgeschoben werden (Taf. III Figg. 13, 17).

Würde der Entwicklungsgang in beiden Geschlechtern übereinstimmen, so müßte dadurch eine enorm lange und transversal schmale, ovale Uralpforte der Männchen entstehen. Das ist jedoch nicht der Fall. Das schließliche Formresultat ist durchaus verschieden, weil die Dammregion, die bei Weibchen in sehr geringfügigem Grade verbreitert wird, bei den Männchen eine ganz unglaubliche Wachstumsenergie entfaltet und ungefähr in gleichem Maße, wie die vordere Hälfte der Lippenbasis oralwärts auswächst. Die Längsschnitte durch weibliche Schafembryonen (Taf. III Figg. 23, 24, 25) zeigen das Dammplateau (*D*) gleich einer kurzen, plumpen Zunge den kaudalen Abschnitt des Uralkelches überdeckend, so daß letzterer unter ganz schwacher Krümmung ventral vom Damm in den geraden Abschnitt des Uralsinus übergeht. Die Längsschnitte durch männliche Schafembryonen (Taf. I Fig. 10, Taf. III Figg. 13, 17, 22) dagegen beweisen die mächtige Verlängerung dieser Zunge. Sie strebt gegen den Phallushöcker so lebhaft und energisch, daß die Uralpforte gar nicht oval gestaltet werden kann, sondern stets ein enges Loch an der Phallusbasis bleibt. Der homolog den weiblichen Embryonen lang ausgezogene Kelch des Urodäums wird dadurch in einen engen zylindrischen Kanal, die Penisröhre, Pars cavernosa urethrae, verwandelt (Taf. III Fig. 17).

Die Wachstumsenergie des männlichen Afterdammplateaus wird durch die Lage des Analrohres schon bei kleinen Embryonen von 2,6—2,7 cm Größe klar bezeugt. Während bei männlichen Tieren das Analrohr sehr kurz im Vergleich zum breiten Damm erscheint (Fig. 8), sehen wir bei weiblichen Tieren derselben Größe, deren Damm infolge seiner geringeren Wachstumsintensität schmal bleibt, das Analrohr fast über die ganze Dammregion reichen (Fig. 9).

Um die Kürze des weiblichen Dammes recht augenfällig zu demonstrieren, habe ich (Taf. III Figg. 23—25) drei mediane Längsschnitte durch weibliche Schafembryonen von 3,5, 5,0, 9 cm Körperlänge nebeneinander gestellt, welche bei zwölffacher Vergrößerung gezeichnet sind, also direkt aufeinander bezogen werden können.

Mit dem Damm des weiblichen Embryos von 3,5 cm (Fig. 23) verglichen, ist der Damm des weiblichen Embryos von 9 cm (Fig. 25) um das Dreifache, der eines männlichen Embryos von 3,9 cm (Fig. 17) dagegen um das Zwanzigfache gewachsen.

Da meine Darstellung wesentlich von der bisherigen Lehre abweicht,

welche die Bildung des Dammes durch Verwachsung seitlicher Dammfalten erklärte und zugunsten dieser Ansicht die Existenz der Raphe betonte, will ich ausdrücklich hervorheben, daß mir in keinem Präparate irgendwelche Anhaltspunkte dafür auffielen, als seien die Ränder der Uralpforte, oder wie man bisher sagte, der Genitalrinne miteinander verwachsen.

Die weiblichen Tiere kommen wegen der Kürze des Dammes für die Entscheidung der Frage nicht in Betracht. Eher könnte man den langen, die Penisröhre überdeckenden Damm der männlichen Tiere (Taf. III Fig. 17) durch Verwachsung der Ränder der Samenrinne entstanden denken. Jedoch habe ich für diese Ansicht keinen Beweis gefunden. Nachdem ich viele Querschnittserien durch männliche Schafembryonen studiert habe, erkläre ich mit voller Bestimmtheit, die Raphe der Männchen ist kein Verwachsungsprodukt, sondern sie entsteht durch eine besondere Modellierung des energisch wachsenden Dammplateaus. Je weiter nämlich das Dammfeld mit dem oralwärts weichenden Phalluszapfen vorgeschoben wird, um so mehr fällt ein genau in der Medianebene vorragender, aber ganz niedriger Wulst auf, der sich nach beiden Seiten abdacht. Er springt niemals als mächtiger Grat hervor, bleibt vielmehr stets eine unbedeutende Leiste, gleichgültig, ob man junge oder ältere Stadien betrachtet. Es liegt kein Grund vor, ihn als ein Verwachsungsprodukt von symmetrischen Hautfalten anzusprechen; denn ich habe unter der Raphe junger Embryonen niemals eine besondere Gruppierung der Mesodermzellen in der Medianzone oder Reste von Epithelzellen gefunden, die unbedingt vorhanden sein müßten, wenn die mit Epithel bedeckten Wände seitlicher Dammfalten zur medianen Berührung gelangt wären. Erst auf älteren Stadien tritt das bindegewebige Septum des Hodensackes unterhalb der Raphe auf.

Durch die Verschiebung gelangt der Phallushöcker weit über sein ursprüngliches Stammgebiet hinaus und überschreitet sehr rasch die Zone der anfänglich zu seinen beiden Seiten liegenden Wülste, welche die Wand des Hodensackes bilden. Die Skrotalhöcker verändern ihre Lage anscheinend sehr wenig, sie wachsen an dem Orte ihrer Entstehung, d. h. am lateralen Abfall der Afterlippe und werden allmählich rundlich warzenähnliche Vorragungen, die während der Abflachung der Afterlippe immer stärker über das Niveau des Basalfeldes hervorragen. Bei ihrer Volumzunahme dehnen sie sich nicht bloß lateral, sondern hauptsächlich gegen die Medianebene; die dadurch hervorgebuckelte Zone der Körperwand rückt so der medianen

Raphe leiste immer näher, bis durch kolossale Aufblähung der Skrotalhöcker die Raphe zwischen den gekrümmten Flächen der Hodensackanlagen eingeschlossen ist. Wer dann Querschnitte durch ein junges und ein weit fortgeschrittenes Stadium macht, kann denken, es seien die anfangs weit entfernten Skrotalhöcker zusammengeschoben worden und endlich miteinander verwachsen. Wer aber die von mir kurz skizzierten Zwischenstadien gesehen hat, wird erkennen, daß die Hodensackanlagen bilaterale symmetrische Höcker sind, die zeitlebens getrennt bleiben und daß gerade die Raphe diejenige Strecke der Hautoberfläche ist, welche immer die paarigen Gebilde scheidet.

Sehr spät wird aus dem Phallushöcker die Eichel, bezw. Clitoris herausmodelliert, indem eine hufeisenförmige Epithelfalte unterhalb des Lippengipfels in das Mesoderm einwächst. Genauer habe ich den Vorgang nicht verfolgt.

Das Schicksal der Hodensackanlagen bei weiblichen Schafembryonen will ich erst in einer späteren Mitteilung ausführlich behandeln. Vorderhand sei bemerkt, daß sie nicht an den Uralspalt geschoben werden, um dessen Eingang zu umsäumen. Die Rima pudendi wird von den kleinen Schamlippen, nicht, wie in allen veterinäranatomischen Handbüchern zu lesen ist, von den großen Schamlippen umrandet.

VI. Der Sinus urodaei.

Nachdem ich die Kelchzone des Urodäums in ihrem wechselvollen Schicksal verfolgt, gebühren noch einige kurze Worte dem Sinus urodaei. Er ist ein hohler Abschnitt des Urodäums, der in jeder Embryonalperiode eine enge oder weite, vom Entoderm umschlossene Lichtung aufweist, die anfangs sehr klein erscheint, später sich erweitert, um hierauf wieder verengt zu werden. Diese Vorgänge sprechen sich in der Gestalt des Sinus sehr deutlich aus. Bei den jüngsten Stadien, die ich prüfen konnte (Schaf- und Schweineembryonen von 1,3—1,4 cm) erscheint der Sinus wie eine dorsoventral komprimierte, horizontal liegende Flachtasche, mit einem kurzen Stiel der soliden Uralplatte vorgelagert. Er nimmt dorsal die Mündungen der Wolffschen Gänge auf und zieht oral von denselben als ein dünnwandiger Schlauch gegen den Nabel, wo er in die Allantois übergeht (Figg. 1, 2). Bei Schafembryonen von 1,9 cm zeigt der Sinus statt der abgeflachten Form auffälligerweise die Gestalt einer ovalen Blase (Taf. III Fig. 20 *Us*). Es hat sich also sein Lumen hochgradig

aufgebläht und die ursprünglich dicht benachbarte, dorsale und ventrale Wand unter stark konvexer Bauchung auseinander getrieben. Gegen die Uralplatte (*Up*) sendet die Sinusblase nur einen kurzen Stiel. Längsschnitte und Rekonstruktionsmodelle lehren, daß die ventrale Wand des Sinus weniger stark gekrümmt ist, als die dorsale, welche, wie Fig. 20 zeigt, mit ganz steilem Dorsalbogen über die Dorsalkante des Sinusstieles hinausspringt, und dann in schwach gekrümmtem Bogen ventralwärts gegen den Nabel (*n*) zieht. Gerade an der Grenze zwischen der jäh aufsteigenden und der umbilikalwärts abfallenden Zone der Blasenwand münden die beiden Wolffschen Gänge (*g*) ein.

Etwas später, bei Schafembryonen von 2,6 cm Länge (Taf. III Fig. 21), ist die Sinusblase nicht mehr oder nur undeutlich zu konstatieren. Infolge des allgemeinen Körperwachstums steht der Abschnitt des Urodäums, wo die Sinusblase zu suchen ist, weiter von der Urallippe entfernt, d. h. tiefer in der urodäalen Rumpfwand als bei Embryonen von 1,4—1,9 cm Länge, da eben Urallippe, Uralplatte und besonders der Stiel des Uralsinus bedeutend größer geworden sind. Die Gegend der Sinusblase (*Us*) ist durch die Beugung der entodermalen Anlage gegen den Nabel zu erkennen. Aber das Urodäum zeigt statt der blasigen Erweiterung jetzt nur einen mehr oder weniger engen, trichterförmigen Umriß. Somit ist die Sinusblase wieder verengt worden. Zugleich wurde sie von der künftigen Harnblase durch eine am vorderen Ende der Sinusblase erfolgende Zusammenziehung des Lumens schärfer abgesetzt. Auf dem Längsschnitte (Taf. III Fig. 21) sieht man den Sinusstiel von der Uralplatte als enges Zylinderrohr entspringen und unter allmählicher Erweiterung in einen langgezogenen trichterförmigen Abschnitt übergehen, den ich als Umwandlungsprodukt der Sinusblase anspreche, weil an der dorsalen Wand des Trichterraumes die Wolffschen Gänge münden. Die Veränderungen zwischen den Stadien von 1,9—2,6 cm Größe bestehen (nach Längsschnitten beurteilt) darin, daß die dorsal jäh ansteigende Wand der Sinusblase, sowie der Endabschnitt der Wolffschen Gänge die starke Krümmung verloren haben. Sie liegen jetzt ganz schwach gebogen in der Verlängerung des Sinusstieles selbst. Oral vor den Wolffschen Gängen ist die Wand des Sinus gar nicht mehr gekrümmt, sondern sie grenzt winklig geknickt das Lumen des Trichterraumes ab. Man kann sich vorstellen, daß sie gegen das weite Lumen vorgewachsen ist und dadurch die Einengung der ursprünglichen Sinusblase verursachte. Doch ist das lediglich eine

Vermutung von meiner Seite. Ich bin mangels der Zwischenstadien nicht imstande, den Beweis für die Richtigkeit derselben zu führen. Nur das eine weiß ich mit Bestimmtheit, daß das Trichterlumen im Laufe der weiteren Entwicklung immer mehr eingeengt wird, so daß an seiner Stelle bald eine schmale zylindrische Lichtung liegt.

Als ich die Sinusblase zum erstenmal sah, glaubte ich die Anlage der Harnblase gefunden zu haben, bis die Bekanntschaft mit ihren weiteren Schicksalen den Gedanken wieder ausschloß; denn die Harnblase markiert sich erst vor der trichterförmigen Erweiterung des Urodäums. Sie entsteht aus dem nabelwärts abgebogenen Hohlfortsatze desselben. Damit berühre ich die Frage nach der oralen Grenze des Urodäums, ohne imstande zu sein, eine befriedigende Antwort zu geben. Weder die Untersuchung der Schnittserien, noch das Kalkül haben mir sichere Grenzmarken gezeigt. So leicht es fällt, in der entodermalen Anlage vor der soliden Uralplatte einen oral gerichteten Abschnitt als Stiel und Sinus des Urodäums, sowie einen ventral abgebogenen Schenkel zu unterscheiden, der am Nabel in die Allantois übergeht, so schwer wird es zu entscheiden, wo das Urodäum aufhört, bezw. der Urachus beginnt. Zwar liegt das Epithel im Stiel und Sinus viel dicker, desgleichen die Mesodermlagen, während der ventrale Schenkel dünnere Schichten beider Gewebe aufweist; doch möchte ich danach keine wirkliche Grenze bestimmen. Um der Schwierigkeit zu entgehen, könnte man einfach den von der Uralplatte bis zum Nabel reichenden Schlauch als Urodäum erklären und annehmen, dasselbe gliedere sich später in Lig. vesicoumbilicale, Harnblase und Canalis urogenitalis. Mir scheint aber damit kein großer Vorteil gewonnen zu sein. Darum betrachte ich vorderhand als orale Grenze des Urodäums die Mündungsstelle der Wolffschen Gänge, welche infolge ihrer unabänderlichen Lagebeziehung zum Beckenskelett, d. h. der Symphysenanlage (*y*), eine jederzeit leicht zu findende, topographische Marke bilden. Ich weiß recht wohl, daß diese Begrenzung des Urodäums eine willkürliche ist, und überlasse es späteren Arbeiten, bessere Klarheit hierüber zu schaffen. Vorderhand dient die Mündung der Wolffschen Gänge ganz gut dazu, die Produkte der ursprünglichen Urodäumanlage, wie sie bei den kleinen Embryonen von 1,4 cm beschrieben wurde, zu erkennen.

Bis die Sinusblase wieder abgeflacht und kanalförmig in die Länge gestreckt ist, ist das Lumen in der soliden Uralanlage zur Uralpforte vorgedrungen (Fig. 24). Die Pars urogenitalis urodaei hat damit die Form eines zylindrischen Kanals angenommen, der von der Mündung

der Wolffschen Gänge mit schwach dorsaler Konvexkrümmung nach hinten und in der Dammregion schräg ventral zur Uralpforte zieht. Man kann daher den Kanal ganz gut als Canalis urodaealis bezeichnen und an demselben zwei Abschnitte unterscheiden, den Sinusgang (*Sg*), welcher von der Mündung der Wolffschen Gänge bis zum kaudalen Symphysenende reicht, und den Pfortengang (*Pg*), welcher vom kaudalen Symphysenende beim weiblichen Tier als undeutlich abgebogener Schenkel, beim männlichen (Fig. 17) als scharf abgebogener Schenkel zum Phallushöcker hinzieht. Die eben skizzierte Form bleibt dem Urodäum zeitlebens gewahrt.

Am oralen Ende des Sinusganges erfolgen noch wichtige Veränderungen. Wie Fig. 21 zeigt, liegt zwischen den Wolffschen Gängen und dem zum Nabel ziehenden Abschnitte des Urodäums eine verhältnismäßig schmale Zone der Wand. Dieselbe scheint in den nächsten Stadien energisch zu wachsen und den Nabelteil des Urodäums mehr und mehr von der Mündung des Wolffschen Ganges zu entfernen. Ich habe den Eindruck gewonnen, als stehe dieser Vorgang mit der Abtrennung der Ureteren von den Wolffschen Gängen im Zusammenhang. Bei einem Schafembryo von 2,7 cm Länge mündet der Ureter noch in das unterste Endstück der Wolffschen Gänge, bei einem Schafembryo von 2,9 cm dagegen ist er von letzteren getrennt und mündet (Fig. 22 *U*) jenseits der in Fig. 21 sichtbaren Trennungskante. Je ältere Stadien man nun betrachtet, um so größer ist der Abstand zwischen Uretermündung und Mündung der Wolffschen Gänge. Bei den älteren Embryonen liegt ein ziemlich langer, zylindrischer Kanalabschnitt, die Pars prostatica urethrae (*Ppu*) zwischen beiden, der Ureter selbst gelangt immer mehr an die dorsale Wand der an Volumen zunehmenden Harnblase. Der Vergleich der Präparate (Figg. 21—24) führt daher zu der Vorstellung, daß energisches Wachstum des ursprünglichen Sinusteiles nicht bloß die Ureteren von den Wolffschen Gängen weggeschoben, sondern auch einen zylindrischen Kanalabschnitt erzeugt habe, welcher als Pars prostatica sich zwischen den Mündungen der Samenleiter und Harnleiter ausdehnt. Diese Auffassung, die ich vorderhand in ganz bedingter Form ausspreche, läßt sich durch den Hinweis auf die Existenz der Crista urethralis posterior, der Uvula vesicae und des Trigonum vesicae ganz einleuchtend hinstellen. Wäre meine Ansicht richtig, so würde die Grenze der Harnblase fernerhin nicht mehr am Orificium urethrae internum zu suchen sein, sondern sie würde dem dreiseitigen Rande entsprechen, welcher durch die ventrale Kante

des Orificium urethrae internum einerseits, durch die Fossa retroureterica und das Planum paratrigonale andrerseits markiert ist[1]).

Es sind jedoch noch viel eingehendere Untersuchungen, als ich sie ausführen konnte, notwendig, um die Richtigkeit meiner Auffassung über allen Zweifel zu erheben. Ich behalte mir weitere Mitteilungen für später vor und werde auch dann erst die Wolffschen und Müllerschen Gänge eingehend besprechen.

Zusammenfassung.

1) Die Urodäalregion zwischen Schwanzwurzel, Nabel und den hinteren Extremitäten erhebt sich bei jungen Embryonen in Gestalt eines kegelförmigen Zapfens, Urallippe, welcher die Anlage für After- und Urogenitalöffnung, sowie die äußeren Genitalien, d. h. Penis, Klitoris, Scrotum und Labia majora bedeutet.

2) Der blind geschlossene Endabschnitt des Darmes, das Urodäum, liegt im Mesoderm der Urodäalregion.

3) Das Urodäum zerfällt in den hohlen Uralsinus samt Wolffschen Mündungen und Allantois, ferner in die solide, dem Mesoderm der Urallippe median eingekeilte Uralplatte.

4) Die Uralplatte junger Embryonen (Schaf, Schwein 1,9 cm) erstreckt sich vom Epithelhörnchen am Gipfel der Urallippe längs des kaudalen Lippenabfalles, bleibt aber von dessen Basis nahe der Schwanzwurzel um ein kleines Stück entfernt.

5) Das von der Uralplatte freigehaltene Feld des kaudalen Lippenabfalles ist der Bezirk der späteren Afterdammgegend (Area ano-perinealis).

6) Das Rektum mündet in eine kurze, median dorsale Nebentasche des Urodäums, das Analrohr s. Pars analis urodaei.

7) Das Analrohr wird an das Afterdammfeld der Urallippe verschoben; dann wird sein Zusammenhang mit der Uralplatte gelöst, so daß das Analrohr mit dem Rektum verbunden bleibt und dessen Pars analis bildet.

8) Der After entsteht durch Zerstörung der distalen Wand des Analrohres.

9) Wenn das Analrohr von der Uralplatte abgetrennt wird, ist damit der Damm gebildet. Die Unterscheidung des primitiven und definitiven Darmes ist unbegründet.

[1] Vgl. W. Waldeyer, Das Trigonum vesicae. Sitz.-Ber. Akad. Berlin 1897. II. S. 732.

10) Die Urallippe, an deren lateralen Fläche kleine Höckerchen, die Anlagen des Skrotum bezw. der Labia majora entstehen, wird während dieser Vorgänge in das Afterdammplateau, den Phalluszapfen und Umbilikalwulst gegliedert.

11) An dem basalen Rande der Uralplatte, dicht vor dem Damm, wird die Uralpforte, Orificium urodaei, geschaffen, indem die Lichtung des Uralsinus bis gegen das Ektoderm der Lippenfläche vordringt und durchbricht.

12) Die Uralpforte liegt an der Basis des Phalluszapfens, der größere, vorerst solide Teil der Uralplatte zieht an der kaudalen Fläche des Phalluszapfens bis zum Epithelhörnchen des Lippengipfels.

13) Bei den weiblichen Schafen und Schweinen erfolgt eine geringfügige Veränderung dieses Formzustandes. Der Abstand des Phallus- bezw. Clitoriszapfens vom Damm bleibt gering. Die Uralpforte erweitert sich etwas auf Kosten der soliden Uralplatte und wird ein längsovaler Spalt, Rima pudendi, deren Ränder wegen der langen Öffnung wie kleine Lippen, Labia minora, erscheinen.

14) Bei den männlichen Schafen und Schweinen aber wird die allezeit kleine Uralpforte samt dem Phalluszapfen durch energisches Wachstum des Dammes weit weg vom After umbilikalwärts verschoben.

15) Zugleich erhebt sich auf dem langen Damme ein niedriger Mediangrat, die Raphe.

16) Die Skrotalwülste der Männchen blähen sich mächtig auf und überwuchern die niedrige Raphe.

17) Der Uralsinus wird allmählich trichterförmig und dann kanalartig als Pars prostatica ausgezogen, weil die Ureteren oralwärts von den Wolffschen Gängen geschoben werden.

Erklärung der Tafeln I—III.

Gemeinsame Buchstabenbezeichnung.

Az apikale Zone,
Adf Afterdammfeld (Afterdammplateau, Area anoperinealis),
B Basis der Urallippe,
C Cölom,
D Damm,
Eh Epithelhörnchen,
f Schenkelfurche,
g Wolffscher Gang,
h Harnblase,

H Hodensack,
k Schwellkörper,
Ka kaudaler Abfall der Urallippe,
m MÜLLERscher Gang,
M Aftermembran,
n Nabelgegend,
oe Oralecke des Urodäums,
Pa Pars analis recti (Analrohr),
Pf Postanalfurche,
Pg Pfortengang,
Ph Phallushöcker, Phalluszapfen,
Phl Phallusleiste,
Ppu Pars prostatica urethrae,
Pz Postanalzone,
R Rektum,
S Schwanzdarm,
s Schwanzwurzel, ventrale Fläche der Schwanzregion,
Sg Sinusgang,
U Ureter,
Ua umbilikaler Abfall der Urallippe,
Uo Uralpforte,
Up Uralplatte,
Us Uralsinus,
W Umbilikalwulst,
y Symphyse.

Die Zeichnungen aller Längsschnitte sind so orientiert, als säbe der Beschauer auf die linke Seite des stehend gedachten Tieres. Die horizontal gestellte Schwanzwurzel *s* zeigt die dorsale Zone, der Nabel *n* die ventrale Zone des Körpers an.

Tafel I.

Fig. 1. Linke Seitenansicht des Urodäums und der Urallippe eines Schafembryos von 1,4 cm Länge. Nach einem Wachsmodelle (68/1).

Fig. 2. Längsschnitt durch die Uralgegend eines Schweineembryos von 1,4 cm Länge (33/1).

Fig. 3. Längsschnitt durch die Uralgegend eines Schafembryos von 1,9 cm Länge (33/1).

Figg. 4 *a*, *b*, *c*. Querschnitte durch die Urallippe eines Schafembryos von 1,8 cm Länge (16/1), von der Basis zum Gipfel fortschreitend.

Fig. 5 *a*. Oberflächenansicht der Urallippe eines Schafembryos von 1,8 cm Länge. Nach einem Wachsmodelle (37/1).

Fig. 5 *b*. Ansicht der Urallippe des gleichen Embryos von der Seite. Die linke Seitenwand ist entfernt, so daß die Uralplatte sichtbar wird (37/1).

Fig. 6. Neun aufeinander folgende Querschnitte durch das Afterdammfeld eines Schafembryos von 1,8 cm Länge (33/1). 6 *a*. Schnitt durch die postanale Zone. 6 *i*. Schnitt durch die Gegend der Uralpforte.

Fig. 7. Längsschnitt durch die Uralgegend eines Schweineembryos von 2 cm Länge (33/1).

Fig. 8. Längsschnitt durch die Urallippe eines männlichen Schafembryos von 2,7 cm Länge (16/1).

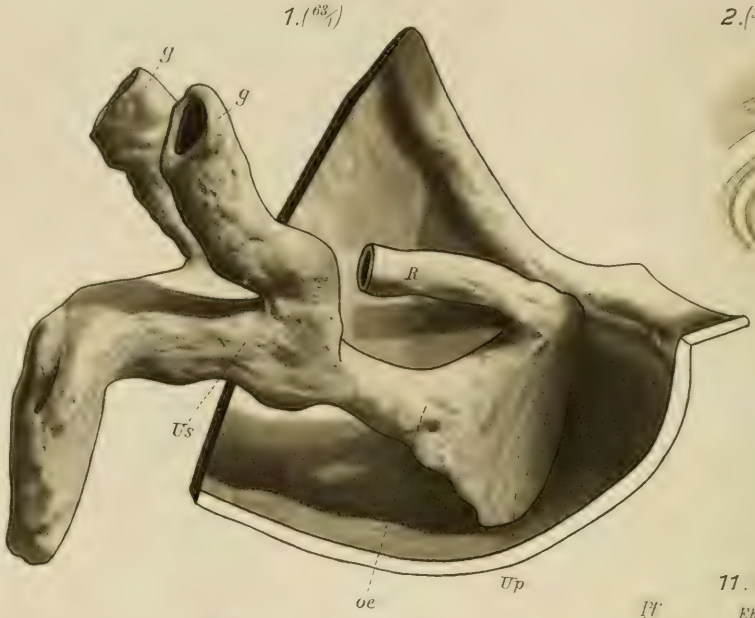
Fig. 9. Längsschnitt durch die Urallippe eines weiblichen Schafembryos von 2,7 cm Länge (16/1).

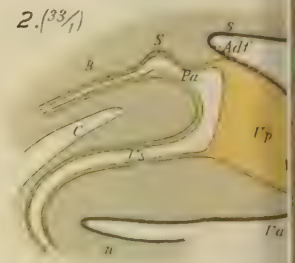
Fig. 10. Längsschnitt durch die Urallippe eines männlichen Schafembryos von 3,1 cm Länge (16/1), aus mehreren Schnitten kombiniert.

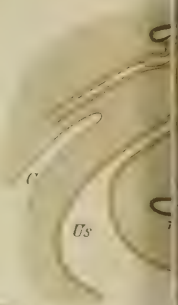
Fig. 11. Längsschnitt durch die Urallippe eines weiblichen Schafembryos von 3,5 cm Länge (16/1), aus mehreren Schnitten kombiniert.

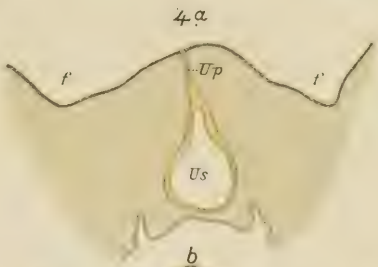
Tafel II.

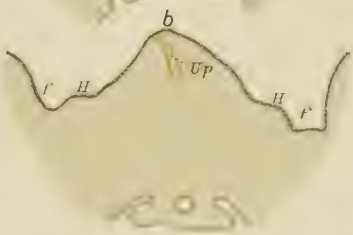
Figg. 12 *a*—*i*. Neun aufeinander folgende Querschnitte durch die Urallippe eines Schafembryos von 2,2 cm Länge (31/1). 12 *a*, Schnitt durch die postanale Zone. 12 *i*, Schnitt durch die Uralpforte.

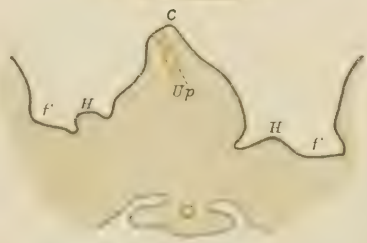

1. (63/1)
g
g
R
Us
Up
oe

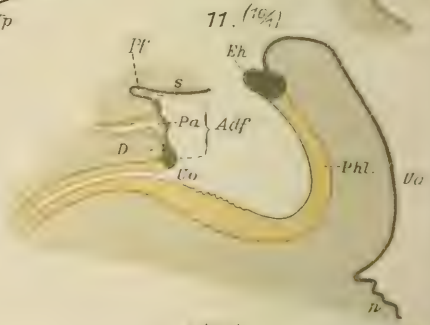

2. (33/1)
S
Adf
Pa
Vp
C
Va
n


C
Us

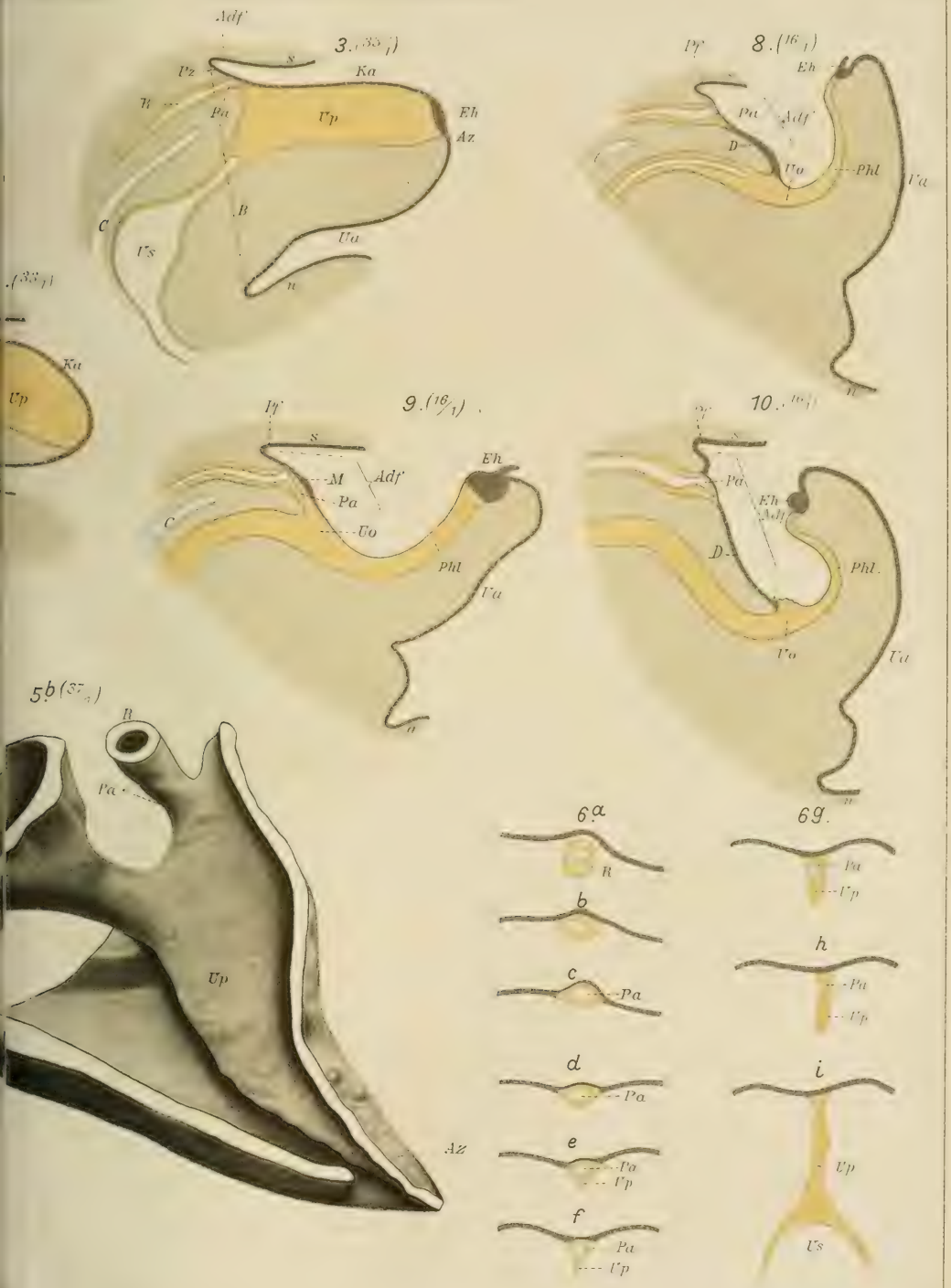

4a
f
Up
f
Us


b
f
H
Up
H
f


c
f
H
Up
H
f


11. (10/1)
Vf
Eh
s
Pa
Adf
D
Vo
Phl.
Vo
n

5a (37/1)
Adf
M
f
H
Az



...n in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

Warstrauber gez.

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

20. (10/1)
21. (10/1)

Fig. 14. Längsschnitt durch die Urallippe eines Schweineembryos von 2,9 cm Länge (33/1).

Figg. 15 *a*—*k*. Querschnitte durch die Uralpforte eines Schweineembryos von 2,7 cm Länge (16/1). 15 *a*, Schnitt durch den apikalen Rand. 15 *k*, Schnitt durch den analen Rand der Uralpforte.

Tafel III.

Fig. 13. Längsschnitt durch die Urallippe eines männlichen Schafembryos von 3,1 cm Länge (16/1).

Fig. 16. Längsschnitt durch die Urallippe eines weiblichen Schafembryos von 3,6 cm Länge (16/1), nach mehreren Schnitten kombiniert.

Fig. 17. Längsschnitt durch die Urallippe eines männlichen Schafembryos von 3,9 cm Länge (16/1), nach mehreren Schnitten kombiniert.

Fig. 18. Längsschnitt durch die Urallippe eines weiblichen Schafembryos von 6 cm Länge (16/1), nach mehreren Schnitten kombiniert.

Fig. 19. Längsschnitt durch die Urallippe eines weiblichen Schafembryos von 10 cm Länge (16/1), nach mehreren Schnitten kombiniert.

Fig. 20. Längsschnitt durch die Urodäalregion eines Schafembryos von 1,9 cm Länge (16/1), nach mehreren Schnitten kombiniert.

Fig. 21. Längsschnitt durch die Urodäalregion eines Schafembryos von 2,5 cm Länge (16,1), nach mehreren Schnitten kombiniert.

Fig. 22. Längsschnitt durch die Urodäalregion eines männlichen Schafembryos von 2,9 cm Länge (12/1), nach mehreren Schnitten kombiniert.

Fig. 23. Längsschnitt durch die Urodäalregion eines weiblichen Schafembryos von 3,5 cm Länge (12/1), nach mehreren Schnitten kombiniert.

Fig. 24. Längsschnitt durch die Urodäalregion eines weiblichen Schafembryos von 5 cm Länge (12/1), nach mehreren Schnitten kombiniert.

Fig. 25. Längsschnitt durch die Urodäalregion eines weiblichen Schafembryos von 9 cm Länge (12/1), kombiniert.

VII.

Historisch kritische Betrachtungen.

Von

Dr. A. Fleischmann.

Mit 17 Figuren im Texte.

In dem vorhergehenden Abschnitte habe ich unsre Beobachtungen ohne Rücksicht auf die früheren Arbeiten darstellen lassen, weil ich den Bericht über die tatsächlichen Befunde nicht durch kritischen Ballast stören wollte. Die Auseinandersetzung mit den älteren Angaben hätte ohnehin dem Verständnis des Lesers wenig genützt, da unser Ergebnis fundamental von den landläufigen Ansichten abweicht. Es erschien mir daher richtiger, zuerst ein vollständiges Bild der neuen Auffassung zu geben und hernach den Widerspruch gegen die in allen Lehrbüchern verbreitete Lehre zu erklären. Er wurde vornehmlich durch die Untersuchung eines sehr reichhaltigen Embryonenmaterials und die Ausnutzung der modernen technischen Hilfsmittel geschaffen. Ich habe einige hundert Embryonen studiert, die andern Forscher sahen wenige und niemals eine vollständige Entwicklungsreihe. So wird es begreiflich, daß sie immer noch der Auffassung beipflichten, welche Rathke im Jahre 1832 begründet hat. Rathke aber entbehrte aller Voraussetzungen für wirklich erschöpfende Behandlung der Frage. Wenn man aus dem Jahre 1903 auf sein fundamental gewordenes Werk zurückschaut, erkennt man leicht die Ursachen seines Irrtums. Er hat über Vorgänge gesprochen, welche er gar nicht beobachten konnte, weil er auf einfache Sektion und Lupenarbeit beschränkt war, während wir über lückenlose Schnittserien und Rekonstruktionsmodelle verfügen. Ferner studierte er hauptsächlich ältere Stadien, welche den definitiven anatomischen Zustand bereits erreicht hatten; die jungen für

den Entscheid allein maßgebenden Embryonen aber konnte er nicht analysieren. So sprach er haltlose Vermutungen aus in dem ehrlichen Glauben, wirkliche Ereignisse zu schildern, und es war ein großes Unglück, daß man siebzig Jahre lang seine Annahmen mit positiven Beobachtungen verwechselte. Zum Beweise dieser Behauptung fasse ich Rathkes Ansichten (9) bündig zusammen und füge, um die Prüfung zu erleichtern, die Belegstellen aus seiner Abhandlung bei.

Seine Grundvorstellung war durchaus falsch. Er glaubte, daß bei Säugetierembryonen eine ursprüngliche Kloakenhöhle vorhanden sei, in welche Darm und Harnblase münden, und nahm ferner an, daß die Kloakenhöhle bei Wiederkäuern und Schweinen durch eine einzige, weite Spalte an der Haut münde.

(S. 57.) »*Der Ausführungsgang der Allantois oder jenes trichterförmige Rohr, das sich in die Harnblase umwandelt, geht anfänglich fast dicht vor dem After in den Darm über. Aus dieser Angabe läßt sich entnehmen, daß auch bei den Säugetieren ursprünglich eine Kloake vorhanden ist.*«

Rathke verweist dafür auf die Tafel IV, Fig. 1 *h* seiner Abhandlung; doch ist an der angezogenen Abbildung eines Schweineembryos überhaupt nichts zu sehen, weil sie nur bei doppelter Vergrößerung gezeichnet ist.

Trotzdem lautet sein Bericht über die äußere Öffnung der Kloake ganz bestimmt:

(S. 63.) »*In der frühesten Entwicklungszeit, ja selbst dann noch, wenn die Kiemenspalten schon verwachsen wollen, gibt es sowohl bei den Wiederkäuern als bei den Schweinen für den Darm und die Harn- und Geschlechtswerkzeuge nur eine einzige und ganz einfache Mündung. Sie erscheint als eine kurze und weite Spalte, deren längster Durchmesser nach der Länge des Embryos liegt und deren Ränder eher scharf als abgerundet zu nennen sind.*«

Alle neueren Untersuchungen haben diese Angabe widerlegt, die Kloakenanlage besitzt keine äußere Öffnung.

Daß er die Kloake der älteren Embryonen für hohl hielt, zeigt folgende Stelle:

(S. 58.) »*Die Eier- und Samenleiter gehen ursprünglich in das Ende des Darmes oder in die Kloake über und zwar ganz dicht hinter der Falte, welche die untere Wand des Darmes und*

die vordere der künftigen Harnblase durch ihren Übergang ineinander darstellen, und noch näher bezeichnet, dicht unterhalb der nach hinten verlängerten Richtung jener Falte, oder mit andern Worten, in die untere Hälfte der Kloake. Wenn darauf dann die Kloake sich in zwei einander parallele Röhren geteilt hat, liegen die Mündungen der ausführenden Geschlechtsteile ganz am Anfang der unteren Röhre oder Harnröhre.«

Auch diese Meinung ist heute als unrichtig erwiesen; die Kloakenanlage wird sehr rasch ein solides Epithelgebilde mit spärlichem Hohlraume.

Die Bildung der Afterlippe hat sich RATHKE in folgender Weise vorgestellt:

(S. 63.) »*Rings um die Kloakenspalte entsteht eine kleine, wulstförmige Anschwellung, so daß nunmehr jene Öffnung einen kleinen Krater darstellt. So beschaffen bleibt jedoch ihre Umgebung nicht lange. Derjenige Teil der Anschwellung nämlich, welcher dem Nabel am nächsten ist, nimmt sehr bald, wie ich an Schweinen und Schafen gesehen habe, überwiegend an Höhe zu und es entsteht aus ihm ein verhältnismäßig dicker Zapfen, der anfänglich einem kurzen und abgestumpften Kegel ähnlich sieht und in seinem Gewebe durchweg gleichartig ist. Allmählich verlängert sich nun dieser Zapfen, erhält an seiner dem Bauche abgekehrten Fläche eine Furche, krümmt sich hakenförmig nach hinten etwas zusammen und wandelt sich in seinem Gewebe dermaßen um, daß er nach einiger Zeit aus zwei besonderen und zugleich großen Teilen besteht, von denen der eine den Kern des Zapfens (oder Gliedes), der andere aber und kleinere die Hülle dieses Kerns darstellt.«*

Diese Angaben werden durch vier Figuren (III. Tafel seiner Abhandlung Figg. 4—7) belegt, welche Schweineembryonen bei doppelter Vergrößerung illustrieren, aber recht wenig erkennen lassen.

RATHKE war also der Meinung, die Kloake der Schweineembryonen sei mit einem wahren Lumen begabt und öffne sich wie bei den Reptilien und Vögeln durch eine wirkliche Kloakenmündung an der Haut. Wahrscheinlich vertrat er diese Ansicht, weil er die morphologische Übereinstimmung der amnioten Embryonen, welche er zuerst durch die alle Welt überraschende Entdeckung der Kiemenspalten bestätigt hatte, nicht bloß für den Anfang, sondern auch für das Ende des Darmes nachweisen wollte. Heute ist seine Vorstellung widerlegt. Wir entschuldigen den Fehler gern, weil er mit den schwachen Vergrößerungsgläsern seiner Zeit das kleine, bei

jungen Schweineembryonen bis zu 15 mm Länge existierende Lumen des Urodäums gar nicht wahrnehmen konnte, noch weniger aber die später auftretende Uralplatte.

Aus der unrichtigen Vorstellung von der Kloake folgen alle weiteren Behauptungen Rathkes mit scheinbarer Notwendigkeit.

Bald soll die Teilung der Kloake erfolgen, wie er meint, durch eine spitzwinklige Falte zwischen Darm und Allantois und durch Annäherung von zwei Seitenfalten der rechten und linken Kloakenwand, welche in die spitzwinklige Falte übergehen, bis endlich die Harnröhre durch eine Scheidewand innerhalb der Kloake vom Darme abgespalten sei.

(S. 57.) »*Ungefähr um die Zeit, da der Nabelstrang sich zu bilden beginnt, und nachdem durch Zunahme im Wachstum des Darmes die Einmündungsstelle der Allantois oder überhaupt der künftigen Harnwege sich noch um etwas von dem After entfernt hat, erfolgt und zwar ziemlich rasch eine völlige Abtrennung der Harnwege von den Verdauungswegen. Sie wird dadurch bewerkstelligt, daß gleichzeitig 1) die einen etwas spitzen Winkel bildende Falte, welche von der unteren Wand des Darmes und der vorderen Wand des von der Allantois kommenden Ganges zusammengesetzt wird, nach hinten sich verlängert und in die Kloake gleichsam einschneidet, 2) daß sich die linke und die rechte Wand der Kloake einander gegen die Achse dieser Höhle nähern und hierbei zwei Seitenfalten zuwege bringen, die nach vorn in die soeben angegebene Falte übergehen, so daß auch endlich alle drei Falten nur eine einzige darstellen, die in die kegelförmige Höhle der Kloake von drei Seiten immer tiefer einschneidet, bis zuletzt diese Höhle von ihr völlig durchschnitten worden ist, und sie nunmehr eine doppelte Scheidewand zwischen den beiden Hälften dieser Höhle ausmacht. So wird dann ein kurzer Kanal vom Darm abgespalten, in welchen der Ausführungsgang der Allantois oder die künftige Harnblase dergestalt übergeht, daß er nur eine Fortsetzung von ihr zu sein scheint, und diesen Kanal wollen wir vorläufig immer die Harnröhre nennen.*«

Zum Belege verweist Rathke auf die Zeichnung eines Schweineembryos in doppelter Vergrößerung (Tafel V seiner Abhandlung, Figg. 1—3), bei welchem Darm und Urodäum bereits getrennt sind. Wenige Seiten später wiederholt er seine Angaben:

(S. 63.) »*Die Teilung der Kloake wird dadurch zustande gebracht, daß der Winkel oder vielmehr die Falte, welche durch Übergang der unteren Wand des Darmes in die obere Wand der*

Harnröhre gebildet wird, nach hinten sich immer weiter verlängert, und daß dabei in der verlängerten Richtung dieser Falte auch die beiden Seitenwände der Kloake zwei Falten schlagen, die mit der eben erwähnten zusammentreffen und in sie übergehen. Dadurch entsteht eine Scheidewand innerhalb der Kloake, die immer weiter nach außen sich verlängert und endlich selbst bis zu der Ausmündung der Kloake gelangt.«

Diese Darstellung läßt sich einfach durch den Hinweis beseitigen, daß die technischen Untersuchungsmethoden zu Rathkes Zeit gar nicht ausreichten, den Trennungsvorgang wahrzunehmen. Bei aller Hochachtung vor dem Genie des unvergleichlichen Mannes muß man sich mit der Tatsache abfinden, daß er statt wirklicher Beobachtung eine theoretische Kombination vorgetragen hat, als er die Teilung der Kloake mit den eben citierten Worten beschrieb.

Rathke hat seine Ansicht aber noch mehr ins Detail gemalt: Während die Binnenfalten der Kloake afterwärts vordringen, sollen auch die Seitenränder der äußeren Kloakenöffnung sich nähern, auf eine mäßig große Strecke zum Damme verwachsen und den ursprünglich einfachen Kloakenmund in zwei Öffnungen für den Darm und die Harnwege teilen. Dann liege hinter dem Damme in der Mitte einer ziemlich langen Querfurche der After als ein kleines rundes Loch. Nach einiger Zeit erst trete der After nach außen. Rings um ihn entstehe ein kleiner abgestumpfter Afterkegel.

(S. 57.) »*Indes die Seitenwände der Kloake auf die oben angegebene Weise sich gegeneinander falten, nähern sich auch die Seitenränder der äußern Öffnung der Kloake (also Teile der allgemeinen Hautbedeckung) in der verlängerten Richtung jener Falten, verwachsen miteinander, setzen den Damm (Perinäum) zusammen und scheiden dadurch die ursprünglich einfache Öffnung der Kloake in zwei verschiedene Öffnungen, nämlich in die der Verdauungswege und die der Harnwege.*«

(S. 63.) »*Gegenüber der Scheidewand innerhalb der Kloake legen sich auch die Lippen der Kloakenöffnung aneinander, verwachsen in einer mäßig großen Länge und stellen jetzt den sog. Damm dar. Mehrmals habe ich Embryonen untersucht, bei denen diese Verwachsung kaum erst begonnen hatte, so daß die Lippen der Kloakenöffnung untereinander nur verklebt zu sein schienen und mit leichter Mühe noch wieder getrennt werden konnten. Indem aber der Damm entsteht, verwächst er auch mit der Scheidewand der Kloake und die Folge davon ist, daß nunmehr die*

Höhle des Darmes und die Höhle der Harn- und Geschlechtswerkzeuge durchaus voneinander geschieden sind.«

Der Kloakenteilung folgen wichtige Veränderungen der vor dem Damme liegenden Harngeschlechtsöffnung und des Geschlechtsgliedes an dem vorderen Rande der Öffnung. Das Geschlechtsglied besitzt an seiner hinteren Seite eine Rinne, welche geradeswegs in die gemeinschaftliche Höhle der Harn- und Geschlechtswerkzeuge führt. Bei männlichen Früchten legen sich die Ränder der Rinne aneinander und verwachsen, so daß durch den Schluß der Rinne ein Kanal innerhalb des Gliedes zuwege gebracht wird, in welchen jetzt die gemeinschaftliche Höhle der Harn- und innern Geschlechtswerkzeuge übergeht. Bei weiblichen Embryonen unterbleibt die Verwachsung.

Rathke hat jedoch über diese Vorgänge keine ausgedehnten Untersuchungen angestellt, er folgt hier lediglich dem Gedankengange, welchen Tiedemann 15 Jahre früher ausgesprochen hatte. Ich will die wörtliche Fassung desselben hier wiedergeben, weil seine Ansicht die Grundlage für sämtliche Arbeiten des 19. Jahrhunderts geworden ist, nachdem Joh. Müller sie unbedingt akzeptiert hatte. Joh. Müller sagt in seiner berühmten Bildungsgeschichte der Genitalien (7):

(S. 86.) »*Wir haben so vollständige und vortreffliche Beobachtungen von Tiedemann, daß neue Untersuchungen hierüber überflüssig und ohne Hoffnung neuen Gewinnes sind. Tiedemann (Anatomie kopfloser Mißgeburten. Landshut 1813, S. 83—84) zieht aus seinen Beobachtungen den Schluß, daß der »Embryo des Menschen in der früheren Zeit bis in die fünfte Woche gar keine äußeren Genitalien hat, so wie ihm auch dann noch in der Regel die Mündung des Afters, des Mundes, der Nase und der Ohren fehle«. Gegen das Ende der fünften oder zu Anfang der sechsten Woche bildet sich eine gemeinschaftliche Öffnung für den After und die Genitalien und es erhebt sich ein kleiner Wulst vor dieser Grube. Gegen die siebente oder achte Woche gestaltet sich der Wulst zu einem vorspringenden Körper, der Klitoris ähnlich, an deren unterer Fläche eine Furche oder Spalte von der Aftergrube aus verläuft. Gegen die neunte Woche ist die Klitoris mehr ausgebildet, sie hat eine kopfförmige Eichel, bis zu welcher die Spalte der Genitalien verläuft, und es ist der Anfang der großen Schamlippen vorhanden in Gestalt kleiner länglicher Hautfalten. Gegen die zehnte oder elfte Woche scheidet sich die Öffnung des*

Afters von der Spalte der Genitalien durch die Bildung eines Querhautstückes, den anfangenden Damm; die großen Schamlippen sind größer geworden und die angeschwollenen Ränder der bis zur unteren Fläche der Klitoris verlaufenden Spalte sind den kleinen Schamlippen oder Nymphen analog. Erst gegen die vierzehnte Woche verwächst in mehreren Embryonen die Spalte der Genitalien vom After aus zu einer vorspringenden Nat, der Raphe, welche auch die großen Schamlippen zum Hodensacke verbindet, der jedoch noch keine Hoden enthält. An der unteren Fläche der Klitoris befindet sich noch eine längliche Spalte, die sich bis zur Eichel erstreckt. Gegen die fünfzehnte bis sechzehnte Woche verbindet die Raphe in den männlichen Embryonen die großen Schamlippen nicht nur zum Hodensack, sondern sie verbindet auch die angeschwollenen Ränder der Spalte an der unteren Fläche der Klitoris bis zur Eichel, oder die kleinen Schamlippen, die Nymphen, vereinigen und schließen sich zur Harnröhre und die Raphe erstreckt sich bis an die untere Fläche der nun zum männlichen Glied gewordenen Klitoris. Das männliche Glied ist jetzt perforiert und hat eine kleine Vorhaut. Auf die eben beschriebene Art verhalten sich nun die äußeren Genitalien bei allen männlichen Embryonen; sie bilden sich mehr aus und gegen den achten Monat senken sich auch die Hoden in den Hodensack herab. Die äußeren weiblichen Genitalien bleiben gespalten und bilden sich der Masse nach mehr aus, ohne sich der Form nach wesentlich zu verändern.«

So selten sonst in der Geschichte der Wissenschaft die widerspruchslose Annahme eines neuen Gedankens ist, Rathke und Tiedemann genossen das Glück, ihre Lehren über die Teilung der Kloake und die Bildung der äußern Geschlechtsorgane von aller Welt beifällig geteilt zu sehen. Nicht wenig trug dazu die Parteinahme von Joh. Müller bei, welcher ihre Darstellung in sein Lehrbuch der Physiologie aufnahm und durch die Autorität seines Namens gegen alle Zweifel deckte. Die Schüler des großen Mannes wurden so streng in dem Glauben an die absolute Richtigkeit derselben erzogen, daß sie während der nächsten Jahrzehnte jede Nachuntersuchung unterließen. Nachdem etwas später Ecker (2) schöne Abbildungen zur Illustration der Rathke-Tiedemannschen Lehre veröffentlicht und Dr. Ziegler sogar plastische Reproduktionen derselben in den Handel gebracht hatte, welche fast in alle anatomischen Sammlungen übergingen, war die Sicherheit der »wohl begründeten« Erkenntnis hervorragender Meister der Embryologie nicht mehr zu bekritteln.

O. Hertwig hat die allgemeine Ansicht der gelehrten Welt in seinem Lehrbuche sehr richtig wiedergegeben, indem er die Zieglerschen Wachsmodelle in schöner Autotypie reproduzieren ließ. Trotzdem haben unsre Untersuchungen den ganzen Vorstellungskreis als falsch erwiesen.

Die unzureichenden Hilfsmittel der Technik, die geringe Vergrößerung der damaligen Lupen, die Unvollständigkeit des Embryonenmaterials waren der Grund, weshalb die vortrefflichen Männer dem Irrtum zum Opfer fielen. Sobald die Mikrotomtechnik vervollkommnet und die Untersuchung der Schnittserien zur Regel geworden war mußte eine bessere Erkenntnis Recht gewinnen.

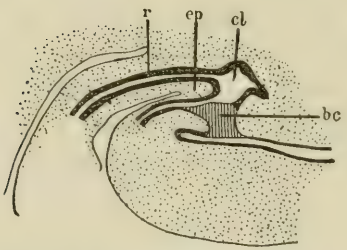
Zunächst aber beschied man sich ein halbes Jahrhundert mit den Lehren von Rathke und Tiedemann. Andre Probleme interessierten die damalige Welt mehr. Die wiederholte Kontrolle an anderm Materiale unterblieb und die Rathkesche Auffassung gewann allmählich den Wert absoluter Wahrheit, weil sie während einer langen Epoche den die Universität beziehenden Schülern alljährlich als sicheres Ergebnis mit dem Glanze eines unverletzlichen Dogmas gelehrt wurde. Beiläufige Beobachtung einzelner menschlicher oder tierischer Embryonen bestärkte manche Anatomen noch mehr in der Überzeugung, daß Rathke und Tiedemann korrekt gesehen hatten. Endlich schien kein Zweifel gegen die Meinung der beiden Autoritäten mehr gestattet. Sämtliche Lehrbücher verkündeten übereinstimmend denselben Gedankengang. Jeder von uns kennt noch aus eigner Erfahrung diesen Zustand.

Die erste Untersuchung nach moderner Methode, von dem französischen Forscher Tourneux (12*a*) ausgeführt, sollte die Sicherheit des gläubigen Vertrauens auf das Rathkesche Dogma zerstören. Leider übte sie aber nicht die Wirkung aus, welche sie kraft ihrer Exaktheit und Gründlichkeit verdient hätte. Mehrere Gelehrte traten auf, um das angegriffene Heiligtum einer seit 50 Jahren unveränderten Überlieferung zu verteidigen, und das Resultat ihrer Bemühungen war, daß man Rathke beigepflichtet, seinem Gegner schroff widersprochen hat. Nichtsdestoweniger hat Tourneux recht behalten. Dieser vortreffliche, französische Anatom machte als der erste Serienschnitte durch die Kloakengegend von Schaf- und Schweineembryonen. Er beobachtete die einzelnen Phasen des Teilungsvorganges der Kloake so vollständig und erschöpfend, daß die vorhin berichteten Untersuchungen in meinem Institute der Hauptsache nach eine Bestätigung seiner Resultate sind. Ich freue mich, dem tüchtigen französischen

Kollegen an dieser Stelle den Tribut aufrichtiger Verehrung zu zollen in der Hoffnung, daß meine ganz unabhängig von Tourneux durchgeführten Beobachtungen ihm die wohlverdiente Anerkennung der gelehrten Welt nachträglich sichern werden.

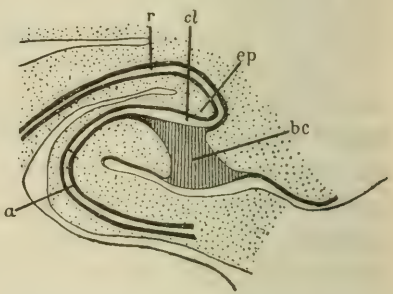
Tourneux stellte folgende Tatsachen fest: Bei Schafembryonen von 7 mm Länge öffnet sich die Kloake nicht frei nach außen (Fig. 1). Sie ist vielmehr durch einen dicken, in den nächsten Stadien noch lebhaft an Masse zunehmenden Haufen von Epithelzellen verschlossen, den Kloakenpfropf oder Bouchon cloacale, wie Tourneux schreibt. Derselbe engt die Kloakenhöhle des Enddarmes

Fig. 1.



Längsschnitt durch das Rumpfende eines Schafembryos von 7,5 mm Länge. Nach Tourneux, Journ. d'anat. et phys. 1888. Pl. 14 fig. 1. (21/1.) *bc* Bouchon cloacal, *cl* Kloake, *ep* Éperon périnéale, *r* Rektum.

Fig. 2.



Längsschnitt durch das Rumpfende eines Schafembryos von 10 mm Länge. Nach Tourneux Journ. d'anat. et phys. 1888. Pl. 14 fig. 2. (21/1.) *a* Allantois, *bc* Bouchon cloacal, *cl* Kloake, *ep* Éperon périnéale, *r* Rektum.

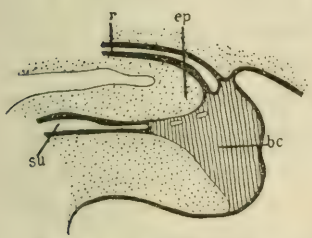
auf einen schmalen Spalt ein (Fig. 2); ja später verschmilzt er sogar mit der entgegengesetzten Kloakenwand und verdrängt das Kloakenlumen vollständig. Über den Ursprung des wider alles Erwarten gefundenen Kloakenpfropfes wagt Tourneux keine Vermutung.

Mit dieser Entdeckung war ein Grundpfeiler der bisherigen Ansicht umgestoßen; denn sobald feststeht, daß die Kloakenhöhle nicht bis zur Haut reicht, können auch die Seitenfalten Rathkes gar nicht auftreten.

Der Kloakenpfropf hat nun ein ganz sonderbares Schicksal. Wenn bei Schafembryonen von 14—15,5 mm der Genitalhöcker hervorwächst, verlängert sich der Kloakenpfropf bis zu dessen Spitze (Fig. 3). Tourneux nannte den neuen, gleichfalls unerwarteten Auswuchs die Lame épitheliale du cloaque, kurz Lame cloacale oder Lame urethrale.

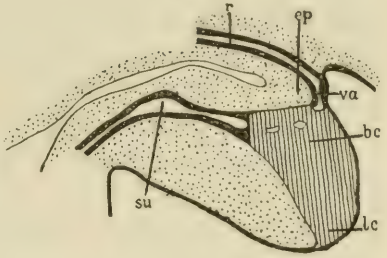
In die Kloakenhöhle münden ursprünglich das Rektum und der Sinus urogenitalis, getrennt durch eine kurze Falte, Repli oder éperon périnéal. Dadurch, daß letztere sich gegen den Kloakenpfropf verlängert, wird das Kloakenende des Rektum der Körperoberfläche immer mehr

Fig. 3.



Längsschnitt durch den Genitalhöcker eines Schafembryos von 14 mm Länge. Nach Tourneux, Journ. d'anat. et phys. 1888. Pl. 14 fig. 3. (21/1.) *bc* Bouchon cloacal, *ep* Éperon périnéal, *r* Rektum, *su* Sinus urogenitalis.

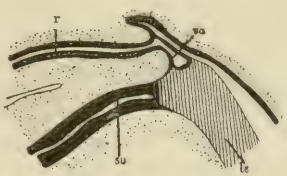
Fig. 4.



Längsschnitt durch den Genitalhöcker eines Schafembryos von 18 mm Länge. Nach Tourneux, Journ. d'anat. et phys. 1888. Pl. 14 fig. 5. (21/1.) *bc* Bouchon cloacal, *ep* Éperon périnéal, *lc* Lame cloacale, *r* Rektum, *su* Sinus urogenitalis, *va* Vestibulum anale.

genähert, bis es nur durch eine dünne Epithelmembran (Membrane anale) von der Außenwelt getrennt ist (Fig. 4). Es verdient besondere Beachtung, daß Tourneux gar nicht von der Teilung der Kloake durch seitliche Falten spricht, sondern angibt, das Endstück des Rektum werde der Hautoberfläche genähert. An einer Stelle (12*a*, S. 509, Zeile 1, 2) erklärt er sogar, das Rektum sei längs des Hinterrandes des Kloakenpfropfes heruntergerutscht, um an die Basis des Genitalhöckers zu gelangen. Innerhalb der Analmembran fiel ihm eine horizontale Portion der Darmhöhle auf, welche wie ein Ausläufer derselben an den Kloakenpfropf reicht (Fig. 4). Er nannte sie Vestibule anale (*va*). Das ist genau dieselbe Bildung, welche ich als Pars analis urodaei erkannte. In einem kurzen Autoreferate erklärt Tourneux 1889 (12*b*), daß er Rathkes Beschreibung von der Teilung der Kloake durch zwei Längs- und eine Medianfalte nicht bestätigen konnte. Bei Embryonen zwischen 18—25 mm Größe

Fig. 5.



Längsschnitt durch die Perinealregion eines Schafembryos von 25 mm. Nach Tourneux, Journ. d'anat. et phys. 1888. Pl. 15 fig. 7. (21/1.) *lc* Kloakenplatte, *r* Rektum, *su* Sinus urogenitalis, *va* Vestibulum anale.

(Figg. 4 und 5) führt das Wachstum der Repli périnéal die Trennung des Rektum und des Bouchon cloacal herbei. Das Rektum mündet dann (bei Schafembryonen von 18, 25, 32 mm) in eine Art Vestibulum, welches bis zum Kloakenpfropf reicht und durch die Analmembran abgeschlossen ist. Tourneux vermutet, die Höhle des Vestibulum anale trage nicht dazu bei, den Darm zu verlängern. Bei Schafembryonen von 38 mm Größe ist die Analmembran zerrissen und der After offen. Die Bildung des Dammes durch Verwachsung seitlicher Hautfalten hat Tourneux nicht wahrnehmen können. Er zeichnet wohl (Fig. 16 seiner Taf. XVI, 11*a*) eine kleine mediane Verwölbung der Dammgegend und nennt sie Raphé périnéal, aber er meint, sie sei durch das Vordringen des Repli périnéal entstanden. Erst nach der Abtrennung des Darmes gewinnt der Sinus urogenitalis, später das Rektum eine äußere Öffnung. Also kann von der damals allgemein als vorhanden angenommenen Kloakenöffnung gar keine Rede sein. Beobachtungen beim Schweine bestätigten die Befunde am Schafe (12*b*).

Ich unterbreche hier das Referat über die Arbeit von Tourneux, um die große Übereinstimmung nachdrücklich zu betonen, welche zwischen seinen und unsern Untersuchungen besteht. Der solide Charakter der Uralplatte, der Zusammenhang des Enddarmes mit dem Urodäum durch das Analrohr, dessen Verlagerung an den kaudalen Abfall der Afterlippe, das Vorkommen einer deutlichen Lichtung im Analrohre, endlich die Abtrennung des Analrohres vom Urodäum und seine dauernde Verbindung mit dem Enddarme, bis die äußere Wand des analen Urodäums zerreißt, ist von uns einhellig gesehen und durch Zeichnungen belegt worden.

Zwei Jahre später veröffentlichte Tourneux weitere Untersuchungen über die Entwicklung des Genitalhöckers beim Menschen (12*b*). Leider hatte er kein genügend junges Material erhalten, um die Teilung der Kloake zu studieren und mußte auf die Beobachtungen bei Schaf und Schwein als Surrogat verweisen. Bei einem menschlichen Embryo von 24 mm ist After und Urogenitalöffnung bereits vorhanden. Gegen Reichel, dessen Arbeiten ich später beleuchte, wiederholt er seine Ansicht, daß der Damm durch das Vorwachsen der Repli périnéal, nicht durch Verschmelzen seitlicher Falten, noch weniger der von Reichel beschriebenen Analhöcker entstehe.

Bei seinen Studien über den Genitalhöcker sammelte Tourneux sichere Beobachtungen, geeignet die Verwachsungstheorie Tiedemanns

zu widerlegen. Allein hier blieb er in dem alten Dogma befangen und las aus den Präparaten die Richtigkeit eines Irrtums ab.

Wie bei Schaf und Schwein, reicht auch beim Menschen der Auswuchs des Kloakenpfropfes, die Lame urethrale, durch die ganze Länge des Genitalhöckers (Embryo 24 mm). In strikter Anlehnung an die hergebrachte Ansicht meint Tourneux, sie spalte sich schrittweise nach vorwärts, bis am Beginne des dritten Monats eine Rinne (gouttière) über den ganzen Genitalhöcker, ausgenommen den Eichelteil, reiche. Sie schließe sich bei männlichen Embryonen von 46,6 mm von hinten, d. h. vom Damme her und der Verschluß schreite so lebhaft fort, daß bei Embryonen von 55,7 mm nur eine kurze Längsspalte nahe der Glans zu sehen sei. In der Eichel selbst reicht die solide Urethrallamelle bis zum Gipfel. Während des dritten Monats werde auch dieser Abschnitt in eine Rinne verwandelt und später geschlossen als Eichelabschnitt des Penisrohres. Bei weiblichen Embryonen verwachsen die Ränder der Spalte nicht, sie dauern als kleine Schamlippen. Der solide bis zur Klitorisspitze reichende Teil der Urethrallamelle werde später rinnenförmig und seine Ränder bleiben auch zeitlebens getrennt.

Tourneux, der erste die modernen technischen Mittel verwendende Forscher, hat also alle Beobachtungen gemacht, welche hinreichten, die alte Ansicht Rathkes über den Haufen zu werfen. Er hat an einem lückenlosen Materiale (Schafembryonen von 7,5, 10, 11, 14, 15,5, 18, 23, 25, 28, 30, 32, 38, 45 mm Größe) alle wichtigen Momente so exakt beobachtet, daß unsre neuen, von ihm unabhängig geführten Untersuchungen seine Gründlichkeit in ebenso glänzendes Licht stellen, wie seinen Scharfsinn; denn er hat die Bedeutung seiner Funde richtig bemessen und die Unhaltbarkeit der landläufigen Lehre zum größten Teile klar erkannt. Anscheinend aber scheute er sich, den Protest der Tatsachen so scharf in Worten zu präzisieren, wie es eigentlich notwendig gewesen wäre, damit jedermann den prinzipiellen, durch Tourneux angebahnten Fortschritt verstanden hätte. Er sprach leider nur so nebenbei die Unrichtigkeit der Rathkeschen Lehre aus und beschränkte sich darauf, seine Wahrnehmungen an den Serienschnitten objektiv anzuzeigen. Seine zurückhaltende Art der Darstellung war nicht geeignet, die Herrschaft der bereits zu einem Dogma verknöcherten Lehre zu brechen. Tourneux' Worte verhallten in den Wind. Während weiterer 15 Jahre bemühten sich seine Nachfolger, den Befund der Schnittbilder so zu deuten, daß die Lehre Rathkes immer noch zutreffend erschien. Dadurch

wurde die ganze Frage von neuem verwirrt und die Definition der morphologischen Grundbegriffe so unklar, daß man heute kaum sagen kann, was unter Kloake usw. zu verstehen sei.

Den beklagenswerten Rückschritt verschuldete schon die nächste Arbeit eines Schülers von M. Duval, des französischen Gelehrten E. Retterer (11), welcher den theoretischen Grundgedanken Rathkes pedantisch für alle analen Nachbarorgane generalisierte und als eifriger Verfechter der Behauptung auftrat, die meisten Gebilde der Aftergegend seien paarig angelegt und würden erst durch Verwachsung unpaar. Infolgedessen sah Retterer die Präparate nicht in ihrer natürlichen Einfachheit, sondern durch die Brille einer vorgefaßten Meinung. Obwohl seine Abbildungen von Schnitten durch Schaf-, Schwein-, Kaninchenembryonen mit den Figuren von Tourneux als auch unsern Präparaten durchaus übereinstimmen, las er direkt entgegengesetzte, ganz haltlose und die späteren Forscher zum Irrtume verführende Gedanken aus ihnen ab. Schon seine Deutung des Kloakenpfropfes entfernte sich weit von der sicheren Grenze der Beobachtung. Tourneux hatte die Herkunft des Bouchon cloacale mangels zureichenden Untersuchungsmaterials dahingestellt gelassen. Retterer dagegen faßte ihn als ektodermales Produkt auf, welches durch Einsenkung einer Ektodermgrube und deren Verwachsung mit der entodermalen Kloake gebildet worden sein soll. Jedoch hat er keinen positiven Beweis für die rasche Behauptung erbracht.

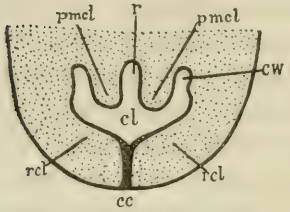
Ferner verschloß sich Retterer der Erkenntnis, daß die Entdeckung des Kloakenpfropfes (gleichbedeutend mit der Uralplatte meiner Nomenklatur) die durch Rathke aufgestellte Lehre von der offenen Kloakenmündung endgültig widerlegt hat. Anstatt die auch von ihm konstatierte Tatsache, daß die Kloake kleiner Embryonen des Schafes, Schweines und Kaninchens durch den Kloakenpfropf nach außen abgesperrt ist, nüchtern auszusprechen, erklärte er die epitheliale Verschlußplatte als einen soliden Gang (Conduit cloacale) und verirrte sich sogar zu dem Satze: die Kloakenhöhle öffne sich nach außen nicht durch einen Spalt, sondern durch einen soliden Gang. Man kann nun wohl versuchen, diese Contradictio in adjecto durch den Hinweis darauf zu mildern, daß die Epithelplatte des sog. Kloakenganges später eine Lichtung bekomme, wie viele andre anfangs solid auftretende Hohlorgane des Tierkörpers. Aber mir scheint es in dem speziellen Falle eher geboten, den soliden Charakter des Kloakenpfropfes s. Uralplatte zu betonen, um den Widerspruch der Beobachtung zu der älteren Lehrmeinung in Worten scharf auszuprägen.

In Konsequenz der falschen Deutung schloß Retterer sogar, der Genitalhöcker sei durch Verschmelzung paariger Falten entstanden. Wie sollte sonst die ektodermale Doppelplatte des Bouchon cloacale s. Conduit cloacal in den Genitalhöcker gekommen sein, wenn nicht vorher paarige ektodermale Höckerchen vorhanden gewesen wären, welche zusammenrückten und ihre mediane Epitheldecke verklebten?

Was die Entstehung des Rektums und des Canalis urogenitalis betrifft, so suchte Retterer die Lehre Rathkes gegen die Einwände von Tourneux zu verteidigen. Er ist vollkommen von der Richtigkeit der noch heute herrschenden Ansicht überzeugt und bemüht sich nachzuweisen, daß die Kloake durch zwei seitliche Falten geteilt werde, welche von der Kloakenwand gegen die Mittellinie vorwachsen und miteinander verschmelzen sollen, etwa so, wie sich die Medullarwülste vereinigen, so daß die ganze vordere, d. h. ventrale Wand des Rektums durch die Naht der seitlichen Kloakenfalten geschaffen würde. Mit den negativen Befunden von Tourneux und der oben berichteten Untersuchungen vertraut fragen wir, woher Retterer das Recht nahm, die angefochtene Ansicht von neuem zu vertreten. Die Antwort wird durch die genaue Analyse seiner Abhandlung gegeben: Retterer hat mit dem Worte: »Falte« unberechtigten Mißbrauch getrieben. In seiner Abhandlung kommen nicht weniger als sechs Bezeichnungen solcher Falten vor: Lames ou replis cloacaux latéraux, pli cloacal latéral de Rathke, repli cloacal moyen, repli préanal, replis ano-genitaux, repli postanal und werden als die Ursache der Kloakenteilung hingestellt. Diese Falten sind aber keine Falten im Sinne Rathkes, welcher unter der ungeprüften Voraussetzung, die Kloake der Säugerembryonen besitze eine deutliche Höhlung, geglaubt hatte, Falten der seitlichen Wand sowie des Trennungswinkels zwischen Enddarm und Allantois (s. oben S. 61) schöben sich in die Kloakenhöhle vor, um diese in zwei gesonderte Kanäle zu zerlegen; denn gegen diese Auffassung hatten die Präparate von Tourneux und Retterer gelehrt, daß die Kloake ein ganz unbedeutendes Lumen besitzt und durch eine solide Epithelplatte von der Oberfläche des Kloakenhöckers getrennt ist. Es war also schon im Jahre 1890 gar keine exakte Möglichkeit mehr gegeben, die theoretische Vorstellung Rathkes ernstlich festzuhalten. Um sich aus dieser Schwierigkeit zu retten, nannte Retterer die Mesodermmassen, welche im Körper des Kloakenhöckers und symmetrisch zu beiden Seiten der soliden Uralplatte liegen, wider alle Logik die Lames ou replis lateraux du cloaque. Das war ein

folgenschwerer Irrtum, aus ihm entspringen alle weiteren Mißverständnisse; denn die replis lateraux sind undifferenziertes Mesoderm der Afterlippe, woraus ganz verschiedenartige anatomische Bestandteile der Uralregion hervorgehen. RETTERER schiebt die folgenden Vorgänge auf die Veränderung der Lames cloacaux. Sie dehnen sich längs der Seitenflächen des sog. Kloakenganges (d. i. die solide Uralplatte) bis an das Ektoderm des Kloakenhöckers und bilden nach seiner Ansicht bald je eine niedrige Längsleiste gegen die epitheliale Anlage, pli cloacal latéral de RATHKE. Was man unter diesem Namen verstehen soll, erläutert Textfigur 6. Sie ist die Kopie eines Schnittes aus einer Schnittserie durch einen Schweineembryo von 10 mm Größe, den RETTERER zur Illustration seiner Darstellung beigegeben hat (Pl. V, Fig. 13). Der Schnitt ist durch den hohlen (*cl*) und soliden Teil (*cc*) der Kloake geführt und hat die Mündung der WOLFFschen Gänge und des Darmes getroffen. Wenn man das Bild oberflächlich beschreiben will, erscheint das Lumen der Kloake gleich einer dreizinkigen Gabel, zwischen deren Dorsalhörnern zwei solide Mesodermfalten (*pmcl*) hineinragen. RETTERER definierte sie als RATHKEsche Falten, ohne sich Rechenschaft zu geben, daß er gar keine Falten beobachtete. Denn wenn man ordentlich über das Schnittbild, sowie über das Aussehen der benachbarten Schnitte nachdenkt, erkennt man, daß die Masse der fälschlich als RATHKEsche Falte gedeuteten Zone bloß Mesoderm ist, das die epitheliale Anlage des Darmes (*r*) und der WOLFFschen Gänge (*cw*) gemeinsam umhüllt. Wo die Mündung der drei Kanäle liegt, ist die dorsale Wand der Kloake zu suchen. Das wäre an dem Schnitte (Fig. 6) die freie gegen das Kloakenlumen gekehrte Epithelfläche der scheinbaren Falten *pmcl*. Die darüber liegenden Mesodermzellen, d. h. der eigentliche Körper der Pseudofalte sind unter gar keinen Umständen Falten der Kloakenwand, sondern noch indifferentes Stützgewebe, aus welchem später die bindegewebig muskulöse Hülle teils des Darmes, teils der WOLFFschen Gänge, teils des Sinus urogenitalis hervorgehen wird.

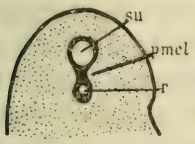
Fig. 6.



Querschnitt durch die Kloake eines Schweineembryos von 10 mm (30/1). Nach RETTERER, Journ. d'anat. et phys. 1890. Pl. 5 fig. 13.
cc Conduit cloacal, *cl* Kloake, *cw* WOLFFscher Gang, *r* Rektum, *pmcl* seitliche Falten der Kloake (RATHKEsche Falten), *rcl* replis cloacaux.

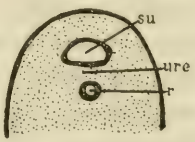
Ich halte es nicht für notwendig, den Irrtum noch eingehender zu erörtern, weil jeder Forscher auf mikroskopisch-anatomischem Gebiete fortwährend in der Lage ist, sich vor der gleichen Täuschung zu bewahren, mag er nun die Einmündung der Wolffschen Gänge in die Kloake oder Gabelungsstellen von Blutgefäßen und Drüsengängen oder die Entwicklung des Bronchialbaumes der Lunge u. a. studieren. Retterer aber hat seinen Fehler nicht bemerkt, sondern ihn bei der Beschreibung andrer Schnittserien wiederholt und andre mesodermale Zonen kurzweg Falten oder Verwachsungsprodukte von paarigen Falten genannt. Seine Befangenheit ließ ihn eben überall die Trennungsfalten wiederfinden, wo der nüchterne Sinn

Fig 7.



Querschnitt durch die Kloake eines Kaninchenembryos von 14 Tagen. (27/1.) Nach Retterer, Journ. d'anat. et phys. 1890. Pl. 5 fig. 26. *pmcl* Rathkesche Falte, *r* Rektum, *su* Sinus urogenitalis.

Fig. 8.

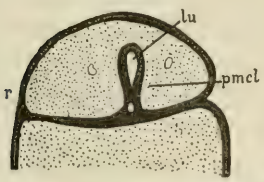


Querschnitt durch die Kloakengegend eines Kaninchenembryos von 14 Tagen. (27/1.) Nach Retterer, Journ. d'anat. et phys. 1890. Pl. 5 fig. 27. *r* Rektum, *su* Sinus urogenitalis, *ure* repli cloacal moyen on cloison uréthrorectale.

überhaupt nichts von Falten gewahrt. Ich kopiere in Textfigur 7 und 8 zwei Schnittbilder aus einer Serie durch einen Kaninchenembryo von 14 Tagen, in welchen *pmcl* die Rathkeschen Falten und *ure* die durch deren Verwachsung entstandene Scheidewand gegen den Sinus urogenitalis bedeuten soll. Die Auffassung ist jedoch ganz falsch. Der Schnitt (Fig. 7) geht durch das Urodäum, dessen Pars analis schon nahe an das Afterdammfeld der Afterlippe geschoben ist, wie beim Schaf von 1,9 cm Größe. Infolge seiner schrägen Richtung hat er die Uralhöhle, ein Stück der soliden Uralplatte und den Darm getroffen, aber keine Rathkesche Falten. Der andre Schnitt (Fig. 8) liegt in einem etwas höheren Niveau, wo Sinus urogenitalis und Rektum getrennt übereinander ziehen. Er bietet nach meiner Ansicht keinen Grund für die Annahme, das zwischen den entodermalen Anlagen beider eingekeilte Mesoderm (*ure*) sei durch Verschmelzung lateraler Falten entstanden (11, S. 146: est précédée et accompagnée du rapprochement et de la soudure des lames latérales du conduit cloacale). Angesichts der beiden Figuren frage ich, mit welchem Rechte wird ein nicht

besonders differenzierter Teil des die Uralanlage umhüllenden Mesoderms als Rathkesche Falte bezeichnet, und ferner, wo ist der Beweis, daß laterale Mesodermlagen wirklich zu der *ure* bezeichneten Zone (der Cloison urethro-rectale) verwachsen sind? Wir sehen an den Serienschnitten doch nur die Existenz von Mesodermzellen in dem Raum zwischen den beiden entodermalen Anlagen. Wenn Retterer kurzweg erklärt, sie müssen durch Verwachsung dorthin gekommen sein, so dürfen wir seiner Ansicht erst beipflichten, nachdem er den Verschmelzungsvorgang wirklich demonstriert hat; denn so einleuchtend seine Behauptung auch klingt, der gefällige Gedanke gleicht den Mangel der Beobachtung nicht aus, um so weniger, als weder Retterer noch irgend einer der späteren Untersucher die Verwachsung direkt gesehen hat. Das ist ein Kardinalpunkt des Streites. Wir alle sind durch das Rathkesche Dogma in der Idee der Faltenverwachsung erzogen, obwohl niemand den Vorgang mit derselben Deutlichkeit, wie etwa die Verwachsung der Amnion- oder Medullarfalten, nachgewiesen hat. Die vorgefaßte Meinung verleitet uns, die Schnittbilder durch jene Zone der Uralregion, wo Darm und Sinus urogenitalis dorsoventral übereinander liegen, als Beweise des vermuteten Vorgangs hinzunehmen, und wir bedenken gar nicht, daß seit sehr früher Embryonalzeit ein medianer Mesodermkeil zwischen Darm und Allantoiswurzel besteht. Ich hoffe, meine Überlegungen werden jetzt die Sicherheit dieser Denkweise erschüttern.

Fig. 9.



Querschnitt durch den Kloakenhöcker eines Kaninchenembryos von 15 Tagen. Nach Retterer, Journ. d'anat. et phys. 1890. Pl. 6 fig. 29. *lu* Lame uro-génitale. *pmcl* Rathkesche Falte.

Übrigens bezeugen die Figg. 7, 8 und besonders Fig. 9, daß der Begriff: »Rathkesche Falte« (pli cloacal latéral de Rathke) von Retterer in einem andern Sinne gebraucht wird, als von Rathke selbst. Letzterer verstand darunter (siehe oben S. 61) zwei Falten, welche von den beiden Seitenwänden der Kloake, d. h. dem Epithel und Bindegewebe, geschlagen werden; Falten, welche in die Höhle der Kloake einragen und mit der vorderen Winkelfalte zusammentreffen, daß eine einzige Falte die kegelförmige Höhle der Kloake völlig durchschneidet und eine doppelte Scheidewand zwischen den beiden Hälften dieser Kloakenhöhle herstellt. Da diese Definition mit den 1890 bekannten Tatsachen durchaus nicht in Einklang zu

bringen war, hat Retterer den Begriff umgeändert. Er strich von den Merkmalen desselben 1) die kegelförmige Kloakenhöhle, 2) das Einragen paariger Falten in die hohle Kloake, 3) das Zusammentreffen der Seitenfalten mit der vorderen Winkelfalte, 4) die Kloakenteilung durch die einzige Falte, d. h. er hob, gezwungen durch die objektiven Befunde den ganzen Begriff der Rathkeschen Falten auf, so daß nichts als der Terminus selbst noch übrig blieb, und dann verwendete er das inhaltslose Wort zur Bezeichnung einer kleinen Unebenheit der die Epithelanlage des Urodäums umschließenden Mesodermhülle, welche selbst wieder »seitliche Kloakenfalten, Lames ou replis cloacaux lateraux« genannt wurde. (11, S. 147): »On peut regarder l'éminence cloacale comme constituée, dans le sens transversal, par deux lames ou replis cloacaux, qui se rejoignent en avant et en arrière. De plus, leur face interne proémine de haut en bas vers la partie moyenne de la cavité et du conduit cloacal, en formant les deux plis latéraux du cloaque, aboutissant par leur reunion sur la ligne médiane à la formation du repli cloacal moyen ou cloison uréthrorectale.« Hätte Retterer, statt Schnittbilder zu beschreiben, einige Rekonstruktionsmodelle angefertigt, so würde er die Haltlosigkeit seiner Deutung sicher eingesehen und die unberechtigte Verwendung des Wortes »Falte« vermieden haben.

Unberührt von solchen Erwägungen, wie wir sie soeben anstellten, suchte er auch die Entstehung des Afters und der Genitalpforte nach dem Schema der Faltenverwachsung zu erklären, indem er folgende Ansicht entwickelte: die zu beiden Seiten der Kloake und des Kloakenganges liegenden Lames cloacales wachsen an der Kloakenöffnung sehr bedeutend und bilden einen dicken Rand um dieselbe. Gleich den Rathkeschen Falten im Innern nähern sich die Randfalten (Replis ano-genitaux) allmählich, verschmelzen als rudiment périnéal, das den unteren Rand der Cloison uréthrorectale vorstellt, und teilen die Kloakenöffnung (Sillon cloacal) in eine vordere Portion uréthrale und eine kleine, hintere Portion anale.

Diese Darstellung wiederholt mit andern Worten und mit umständlicher Nomenklatur lediglich die oben (S. 62) zitierte Ansicht Rathkes, begründet sie aber nicht durch sichere Beobachtungen. Wenigstens kann ich aus den Schnittbildern, auf welche sich Retterer bezieht, keine unbedingte Bestätigung ablesen. Unsre neuen Studien an Schaf und Schwein haben überdies die alte Meinung als unzutreffend erwiesen. Wenn Retterer für sich das Verdienst ansprach (11, S. 171), daß seine Studien ihm erlauben, die fünf

Falten Rathkes, d. i. die mittlere, zwei seitliche Kloakenfalten, sowie zwei Hautfalten auf die Lames cloacales zurückzuführen, welche längs der Kloakenhöhle zur Bildung der urethro-rektalen Scheidewand und außen zur Bildung des Dammrudimentes verschmelzen, so hat er sich einer großen Täuschung hingegeben. Aber seine Auffassung fand leider den Beifall der nach ihm arbeitenden deutschen Forscher Reichel, Nagel und Keibel. Sie ließen sich verführen, die durchaus unbegründete Ansicht von Retterer-Rathke als maßgebend zu betrachten und zwangen manche ganz richtig beobachtete Tatsache in das Schema der alten Lehre ein. Dadurch sind unsre Kenntnisse bloß unsicher und widerspruchsvoll geworden. Mir obliegt jetzt die Pflicht, die Fehler an das Licht zu stellen, um ihre Beseitigung herbeizuführen.

Durch einen zufälligen, klinischen Befund wurde Reichel (10*a*) veranlaßt, die Entwicklungsgeschichte der Dammregion zu verfolgen. Allein er faßte die Frage viel zu eng, weil ihm die Bildungsgeschichte der Kloake ziemlich allgemein anerkannt und erneuter Untersuchung nicht bedürftig schien. Unglückseligerweise standen ihm auch nur drei menschliche Embryonen, einer von Anfang, einer vom Ende der 7. Woche, einer aus der 8. Woche zu Gebote, welche für die Entscheidung des Problems viel zu alt waren. An diesem ungeeigneten Materiale glaubte Reichel festzustellen, daß der Damm durch Verwachsung kleiner paariger, hinter dem After auftretender Analhöcker mit den Genitalfalten entstehe.

Fünf Jahre später veröffentlichte Reichel (10*b*, *c*) neue Studien an einem größeren Material von Schweineembryonen (7, 11, 13, 14, 22, 25, 31, 35 mm groß) und von menschlichen Embryonen (18, 20, 38, 44, 55, 63, 65, 70, 90, 110 mm groß). Aber wiederum war dasselbe zu ungünstig, als daß der sorgfältige Forscher, dessen Tüchtigkeit aus jedem Satze seiner Abhandlung hervorleuchtet, sich zu voller Klarheit hätte durchringen können. Dazu gesellte sich leider der Umstand, daß Reichel, der Darstellung Retterers zu sehr vertrauend, mit dem französischen Forscher die Lehre Rathkes noch für zutreffend hielt.

Wie Tourneux und Retterer beobachtete Reichel die Tatsache, daß die Kloake eines jungen Schweineembryos von 7 mm Größe nicht offen, sondern hinten durch eine niedrige Aftermembran, weiter vorn durch ein schmales Epithelseptum, wie er meint, ektodermalen Ursprungs abgeschlossen ist.

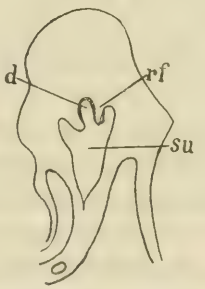
Bei einem Schweineembryo von 11 mm Größe fand er statt der

dünnen Aftermembran eine schmale »Ektodermplatte« zwischen der hinteren Kloakenwand und der Körperoberfläche eingefügt. Um den nach seiner Ansicht unrichtigen, eine falsche Formvorstellung erweckenden Ausdruck: Bouchon cloacale, Kloakenpfropf, zu vermeiden, nannte er sie Kloakenseptum. Er schloß nun (S. 9): die Aftermembran habe sich durch Wucherung ihrer Zellen in das schmale, sagittal stehende Kloakenseptum verwandelt, das genau in der Mittellinie eine große Strecke des äußern Ektoderms mit dem Kloakenepithel verbindet. Aus der Deutung desselben als ektodermalen Produkts wird Retterers Einfluß offenbar; denn Reichel hat bloß zwei Schweineembryonen von 7 und 11 mm, keine Zwischenstadien, also auch nicht die Bildung des Kloakenseptums gesehen. Er vermutet nur, dasselbe sei ektodermalen Ursprungs.

An der Kloake sind von jetzt ab zwei Abschnitte zu unterscheiden: a) das solide Kloakenseptum, b) der hohle vordere Kloakenteil, mit welchem Darm und Allantois kommunizieren. Reichel suchte deren Teilung klar zu legen, kam aber zu keinem richtigen Resultate, weil er in der falschen Auffassung von Retterer befangen war. Bei dem Schweineembryo von 7 mm Länge beschreibt er folgendes (Fig. 10):

»*Man sieht von der dorsolateralen Wand der Kloake beiderseits je einen niedrigen, wallartigen Vorsprung (rf) (die Falten Rathkes) in das Kloakenlumen vorspringen und einige Schnitte weiter kopfwärts ganz auf die Dorsalwand übergehen. Dadurch erhält der Querschnitt der Kloake ungefähr die Form eines gleichschenkeligen Dreiecks, dessen schmale dorsale Basis durch die beiden Wülste in drei rinnenförmige Halbkanäle vertieft wird. Die freien Ränder der dorsalen Vorsprünge haben sich auf dem 87. Schnitte an die Seitenwand der Kloake angelegt, so daß die beiden Seitenrinnen sich in völlig geschlossene Kanäle, die Wolffschen Gänge, umgeformt haben und nur noch die mediane Rinne existiert.*«

Fig. 10



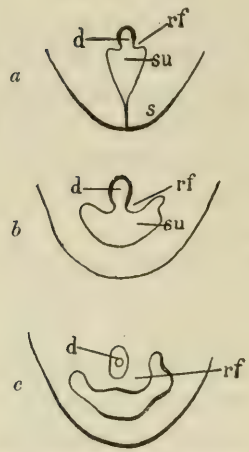
Querschnitt durch die Kloake eines Schweineembryos, 7 mm lang. Nach Reichel, Würzburg. Verh. Bd. XXVII. Taf. 4 Fig. 1*f*. *d* Darm, *rf* Rathkesche Falte, *su* Sinus urogenitalis.

Die zur Illustration dieser Sätze beigegebene Figur (Textfigur 10) zeigt, daß Reichel mit Retterer den Fehler beging, das Relief der dorsalen Kloakenwand um die Mündung der Wolffschen Gänge und des

Enddarmes so zu deuten, als seien wirkliche Trennungsfalten vorhanden. Das war aber aus den oben (S. 72, 73) angeführten Gründen falsch.

Bei dem Schweineembryo von 11 mm Länge beschreibt Reichel wiederum nach den Querschnitten (Fig. 11 *a*—*c*) eine zwischen zwei Falten (Rathkesche Falten *rf*) liegende Halbrinne (*d*) der dorsalen Kloakenwand mit dem Bemerken, wenig höher vereinigen sich die Rathkeschen Falten über der dorsalen Halbrinne und schließen sie zum Darmkanal (Fig. 11 *c*).

Fig. 11 *a*, *b*, *c*.



Querschnitte durch das Schwanzende eines Schweineembryos von 11 mm Länge. Nach Reichel, Würzburg. Verh. XXVII. Bd. Taf. 4 Fig. 2 *c*, *f*, *g*. *d* Darm, *rf* Rathkesche Falte, *s* Kloakenseptum, *su* Sinus urogenitalis.

Die Beobachtungen an den beiden Schnittserien durch Schweineembryonen von 7 und 11 mm Länge faßt er hierauf in folgender Vorstellung zusammen:

»*Die Rathkeschen Falten an der Seitenrückwand der Kloake sind tiefer herabgetreten und haben sich mit ihren freien Rändern auf einer längeren Strecke vereinigt.*«

Die genaue Analyse der sachlichen Beobachtungen Reichels, die ich soeben vorgeführt habe, zeigt jedoch, daß Reichel den Prozeß der Vereinigung nicht wirklich gesehen hat. Er beschrieb bloß die Querschnittsbilder von zwei Schweineembryonen in einer stilistischen Fassung, welche bei manchem Leser seiner Abhandlung den Eindruck erwecken konnte, als wohne er wirklich einem Verwachsungsprozesse bei. Reichel selbst hat sich freilich von diesem Irrtume frei gehalten. Er betont oft genug, er entwerfe lediglich ein Gedankenbild der stattfindenden Vorgänge, indem er die Querschnitte eines jüngeren Schweineembryos von 7 mm Länge mit den Querschnitten eines Schweineembryos von 11 (und 13) mm Länge im geistigen Bilde zu verknüpfen suche, um den späteren Zustand aus dem jüngeren abzuleiten.

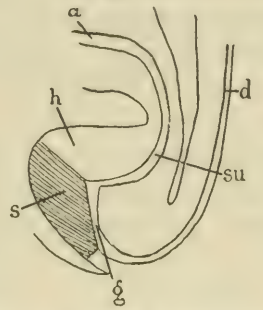
In der Detailbeschreibung der Querschnittserie durch einen Schweineembryo von 13 mm ist von den Rathkeschen Falten nicht mehr die Rede, weil die Beschaffenheit der Kloake ganz anders ist als bei den beiden jüngeren Embryonen. Sehr richtig schildert Reichel den objektiven Befund nach einem Rekonstruktionsmodelle (Fig. 12), wie folgt (10*b* S. 11):

»*Die eigentliche Kloake hat sich wesentlich durch Tiefertreten der Scheidewand zwischen ihrem Blasen- und Darmteile verkleinert und verengt. Sie bildet nur noch einen trichterförmigen engen Kanal, den Kloakengang, der das untere Mastdarmende mit dem Blasenteile verbindet.*«

Aber das Gedankenbild, welches zwei Seiten später (10*b* S. 13) entworfen wird, um die Befunde beim 11 und 13 mm großen Embryo zu verbinden, klingt ganz anders. Es lautet:

»*Die Rathkeschen Falten haben an Masse bedeutend zugenommen und sind unter stets fortschreitender Verwachsung ihrer freien Ränder stark nach unten bis nahe an den Boden der Kloake herabgerückt. Durch ihre Massenzunahme ist sowohl der Kloakenrest als der frühere vordere Hauptteil der Kloake sehr verengt, letzterer sogar ventralwärts gedrängt.*«

Fig. 12.



Medianschnitt durch das Schwanzende eines Schweineembryos von 13 mm Länge. Nach Reichel, Würzburg. Verh. XXVII. Bd. Taf. 4 Fig. 3*a*.
a Allantois, *d* Darm, *g* Kloakengang, *h* Genitalhöcker, *s* Kloakenseptum, *su* Sinus urogenitalis.

Ein aufmerksamer Leser wird sofort einsehen, daß hier mit Unrecht von den Rathkeschen Falten die Rede ist, weder ihre Massenzunahme, noch die Verwachsung ihrer freien Ränder, noch das Herabrücken an den Boden der Kloake ist durch Beobachtung sichergestellt. Da auch an den vorher besprochenen zwei jüngeren Schweineembryonen das Wachstum der Rathkeschen Falten nicht eigentlich konstatiert wurde, so darf ich behaupten, Reichels Gesamtansicht von der Kloakenteilung ist eine bloße theoretische Kombination. Aus den Belegpräparaten muß niemand mit zwingender Notwendigkeit das Reichel gefallende Gedankenbild ablesen. Mir scheint nur das festzustehen, daß einige Einzelheiten der Schnittbilder Rathkesche Falten genannt wurden. Aber diese Bezeichnung ist gar nicht zu rechtfertigen, weil, wie oben ausgeführt, Rathke selbst etwas ganz andres unter der dreieinigen Trennungsfalte verstanden hatte.

Die Erkenntnis der nachfolgenden Erscheinungen wurde Reichel durch eine große Lücke seines Materials unmöglich gemacht. Nach einem Embryo von 14 mm mußte er gleich einen Schweineembryo von 22 mm mit ziemlich stark entwickeltem Genitalhöcker beschreiben. Die Untersuchung der Querschnitte ergab (10*b* S. 14):

»*Der Mastdarm und das hinterste Ende des Kloakenganges münden frei nach außen; doch sind beide durch eine 0,045 mm dünne Gewebsbrücke voneinander getrennt. Diese Brücke ist die erste Anlage eines zur Zeit freilich noch sehr kurzen Dammes.*«

Aus der Beschreibung erhellt nach meinem Urteile, daß die Kloake dieses Embryos schon getrennt ist, daher das Studium der Querschnitte keinen Aufschluß über den Trennungsvorgang selbst gewähren kann. Reichel aber hat mangels der Zwischenstadien den älteren Embryo als Grundlage benutzt, um ein Gedankenbild der Damm- und Afterbildung zu entwerfen, das von vornherein unrichtig werden mußte, weil ihm die Kenntnis der zwischen 14 und 22 mm Körperlänge erfolgenden Veränderungen fehlte. Zu diesem Zweck hob Reichel folgende Einzelheiten hervor (10*b* S. 14—15):

»*Die Darmöffnung sowie die Mündung des Kloakenganges liegen nicht ganz oberflächlich, sondern in der Tiefe einer medianen, ziemlich breiten, von mehrschichtigen Plattenepithel deutlich ektodermalen Charakters ausgekleidetem Furche, welche sich nach hinten zu beiden Seiten der Darmöffnung fortsetzt. Hier erheben sich ihre Wände am höchsten, um die beim Menschen schon früher von ihm beschriebenen Analhöcker nach hinten und außen von der Afteröffnung zu bilden. Nach vorn zu, d. h. nach dem Genitalhöcker, verflachen sie sich und gehen, während die Furche sich gleichzeitig verengt, in die Ränder der Genitalrinne über.*«

Reichel leitete nun aus der Betrachtung der Querschnittserie folgende Kombination ab: Nachdem das Lumen der Kloake bis auf den feinen Längsspalt des Kloakenganges eingeengt ist (Fig. 12) und andrerseits das Kloakenseptum die ganze Länge des Genitalhöckers durchwachsen hat, entstehe im Kloakenseptum der Kloakenspalt, d. h. eine einfache schmale Öffnung der Kloake an der Haut, indem die Zellen dieses Septums in zwei Reihen auseinander weichen. Damit tritt Reichel für die alte Angabe Rathkes ein (siehe oben S. 59), welche Tourneux und Retterer bereits widerlegt hatten. Zur Beurteilung seiner Parteinahme ist jedoch wohl zu beachten, daß Reichel die einfache Kloakenöffnung bei dem Schweineembryo von 22 mm Länge gar nicht gesehen hat, daß er vielmehr den After und die Urogenitalöffnung frei nach außen mündend gefunden hatte.

Reichel fährt so fort: Die Eröffnung des Kloakenseptums erfolge von hinten nach vorn. Gleichzeitig erhebe sich zu beiden Seiten des Kloakenseptums das Gewebe wallartig, daß eine oberflächliche

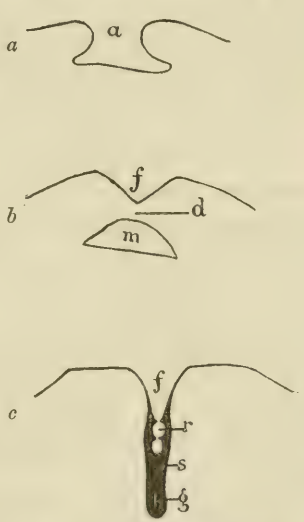
mediane Furche entstehe, welche er Dammfurche nennt. Ehe aber die Dedoublierung durch die ganze Dicke des Septums vollendet sei, wachsen die Wände der Dammfurche stark über das Niveau der Rinne vor, schmiegen sich aneinander und verschmelzen zum Damme. Also laufen jetzt zwei Prozesse synchronisch ab. Vor dem After schaffe die verwachsende Dammfurche den Damm und am Genitalhöcker schreite die Spaltung des Kloakenseptums immer weiter spitzenwärts, bis durch das Auseinanderweichen seiner doppelten Zellschicht eine ventral vom Damme ziehende Genitalrinne gebildet sei.

Durch diese Kombination führte Reichel den neuen Begriff der Dammfurche in die Diskussion ein, der von seinen Vorgängern nicht gebraucht worden war. Derselbe erschien ihm so wichtig, daß er am Schlusse seiner Abhandlung (10 *b* S. 40), um Irrtümern vorzubeugen, nochmals hervorhob:

»*Die Dammfurche ist nicht ohne weiteres mit dem Kloakenspalt zu identifizieren. Letzterer entspricht eigentlich nur der durch Entfaltung des Kloakenseptum entstandenen Genitalrinne, die Dammfurche hingegen ist oberflächlicher gelegen und durch Überwuchern der Nachbargewebe über das Niveau der Mündung der Genitalrinne entstanden.*«

Meine Beobachtungen berechtigen mich, den Begriff der Dammfurche bei Schwein und Schaf mit Sicherheit auszuschließen. Die von Reichel angeführten Belege sind zudem außerordentlich spärlich. Er gibt bloß Konturzeichnungen von einem Querschnitt durch »die Mündung des Mastdarmes« (Fig. 13 *a*), von einem Schnitt »unmittelbar vor der Afteröffnung« (Fig. 13 *b*) und von einem dritten Schnitt »durch

Fig. 13 *a*, *b*, *c*.



Schnitte durch einen 22 mm langen Schweineembryo.

a Mündung des Mastdarmes, *b* Schnitt unmittelbar vor der Aftermündung, *c* Schnitt durch den hinteren Abschnitt des eben in der Entfaltung zur Genitalrinne begriffenen Kloakenseptum. Nach Reichel, Würzburger Verh. XXVII. Bd. Taf. 4 Fig. 5 *a*, *b*, *c*.

a After, *d* Damm, *f* Dammfurche, *g* Kloakengang, *m* Darm, *r* Genitalrinne, *s* Kloakenseptum.

den hinteren Abschnitt des eben in der Entfaltung zur Genitalrinne begriffenen Kloakenseptums (Fig. 13*c*). Im Zusammenhalte mit unsern Serienschnitten (Taf. II Fig. 15) entnehme ich aus diesen Figuren, daß Reichel Schnitte durch den hinteren Rand des Uralspaltes bei dem Schweineembryo von 22 mm, der wahrscheinlich weiblichen Geschlechts war, für einen Schnitt durch die Dammfurche gehalten hat. Denn weil der Uralspalt trichterförmig in den Sinus urogenitalis führt, müssen Schnitte durch seinen Dorsalrand nahe dem Damme das Bild der Textfigur 12*b* geben. Noch deutlicher aber ist der Irrtum an Fig. 12*c* zu erkennen; hier hat Reichel nichts weiter als den Uralspalt selbst gefunden und mit sehr gezwungener Deutung in das Lumen der Dammfurche (*f*) und Genitalrinne (*g*) zerlegt.

Aus einer andern Stelle, wo Reichel die äußern Genitalien zweier menschlicher Embryonen von 18 und 20 mm Länge beschreibt, scheint es mir ganz klar hervorzugehen, daß er wirklich nur die Uralpforte falsch gedeutet hat:

»*Wie beim Schweineembryo 4 (14 mm Länge) müssen wir auch hier von dem Kloakenspalt einen oberflächlicheren breiteren Teil, die Dammfurche, und einen tieferen engeren, die eigentliche Genitalrinne unterscheiden*« (10*b* S. 23). »*Erstere läßt sich bis hinter die Aftergegend verfolgen, nach vorn nimmt sie an Breite und Tiefe stetig ab. Die Genitalrinne ist ganz geöffnet nur in ihrem hinteren, vor dem Mastdarm gelegenen Abschnitt, weiter vorn ist das Kloakenseptum erst teilweise entfaltet.*«

Ganz absehend von der unbestimmten Beschreibung will ich hier nur darauf hinweisen, daß es eine unglückliche Idee Reichels war, an dem Lumen eines Mündungsspaltes zwei Abschnitte nach ihrer Weite zu unterscheiden; denn woher soll man Anhaltspunkte nehmen, um die Lichtung einer oberflächlichen Furche und der damit direkt zusammenhängenden tieferen Rinne sicher zu diagnostizieren? (Fig. 13*c*).

Reichel behauptet (10*b* S. 15) freilich ganz bestimmt:

»*Durch Verwachsung der Wände der Dammfurche, nicht — wie Tourneux angibt — durch Tiefertreten des Septum Douglasi, entsteht der Damm.*«

Aber beobachtet hat er die Verwachsung nicht. Er hat bloß folgendes gesehen:

1) »*Beim 6. Schweineembryo von 25 mm Größe ist hinter der ziemlich langen Genitalrinne der Damm auf eine kurze Strecke —*

Reichel schreibt — *bereits geschlossen* — objektiv würde man schreiben — vorhanden« (10*b* S. 17).

2) »*Bei Schweineembryonen von 30—31 mm Länge ist der Damm bereits etwas nach vorn gewachsen*« (10*b* S. 18).

3) »*Bei einem männlichen Schweineembryo von 35 mm Länge zieht eine leistenförmig vorspringende Raphe von der Harnröhrenmündung median bis zum After, zu dessen beiden Seiten zwei niedrige, wallartige Analhöcker vorspringen*« (10*b* S. 19).

4) »*Bei einer menschlichen Frucht von 29 mm Länge ist die quere Afterspalte von einem Walle umgeben, dessen hinterer Abschnitt beträchtlich höher ist, als der vordere. Eine quere Furche scheidet den umgebenden Wall vom Schwanzhöcker; sein vorderer weit niedrigerer Rand bildet die Scheidewand gegen die Genitalrinne, also die erste Anlage des Dammes. Eine mediane seichte Furche zieht über den vorderen wie hinteren Rand dieser Umwallung und teilt dadurch letzteren in zwei höckerartige Erhebungen, die früher beschriebenen Analhöcker. Es entspricht diese Furche der schon im vorigen Stadium erkennbaren Dammfurche. Lediglich aus einer hinter dem Afterspalt besonders starken Erhebung ihrer Wände sind die Analhöckerchen hervorgegangen*« (10*b* S. 26).

5) »*Bei einer männlichen Frucht von 38 mm Länge ist der Damm noch recht kurz*« (10*b* S. 28).

Nach meinem Urteile gewähren diese Beobachtungen kein Recht die Existenz einer Dammfurche und die Verwachsung ihrer Wände zum Damme zu behaupten.

Über die Genitalrinne wird nichts Neues berichtet. Reichel schließt sich der Verwachsungstheorie von Tiedemann vollkommen an.

Nachdem ich den Mangel exakter Begründung für die wichtigsten Ansichten Reichels gezeigt habe, will ich zur Entschuldigung des tüchtigen Mannes ausdrücklich hervorheben, daß seine Bemühungen unbedingt scheitern mußten, weil Schweineembryonen, wie oben (S. 41) gezeigt wurde, durchaus ungünstig für die Erkenntnis der wesentlichen Vorgänge sind, und weil große Lücken des Untersuchungsmaterials vorhanden waren, welche sich auch durch kluge Spekulation nicht ergänzen ließen.

W. Nagel hat in seinem ersten Beitrage (8 *b*, 1889. S. 375) zur Entwicklung des menschlichen Urogenitalsystems das äußere Relief der Dammgegend beiläufig berührt und die Hauptzüge der

Tiedemannschen Ansicht als allgemein gebilligte Lehrmeinung wiederholt, um einige kleine Korrekturen anzubringen. Drei Jahre später (1892, 8 *c*) ergriff er auf Grund eigner Beobachtungen von neuem das Wort zu dieser Frage. Allein die Unvollständigkeit seines Materials an menschlichen Embryonen verbot ihm den richtigen Einblick in die komplizierten Vorgänge. Wie er ausdrücklich hervorhebt, war es ihm nicht vergönnt, die innere Trennung der Kloake zu verfolgen. So beschränkte er sich auf die Besprechung der Vorgänge an der Hautoberfläche. Leider gründete er seine theoretische Auffassung auf Sagittalschnitte durch einen viel zu alten weiblichen Embryo von 19 mm Länge. Er glaubte bei demselben eine längsovale Kloakengrube gefunden zu haben, welche von der Basis des Steißhöckers bis zur Spitze des Geschlechtshöckers reichte. Sie besitze verdickte Ränder, sei etwa in der Mitte am tiefsten und werde bis zur Spitze des Geschlechtshöckers allmählich flacher und enger. Wenn man die Verhältnisse beim Erwachsenen zum Vergleiche heranziehe, würde sie vom hinteren Rande des Afters bis zum vorderen Rand der Urethralmündung reichen. In diese äußere Kloakengrube münden hinten der Darm, vor diesem der Canalis urogenitalis. Zwischen beiden liege ein 0,3 mm dickes Septum.

Vom Standpunkte der heutigen Kenntnisse läßt sich Nagels ganz an Rathke anschließende Ansicht leicht kritisieren; denn es kann keinem Zweifel unterliegen, daß der Embryo, auf dessen Längsschnitt sich Nagel stützt, gar keine Kloake mehr besitzt. Bei ihm ist die Teilung des Urodäums sowie die Bildung des Afters, der Urogenitalspalte und des 0,3 mm dicken Dammes bereits vollendet. Die als Kloakengrube beschriebene Bildung ist keine wirkliche Grube, sondern bloß auf dem Schnittbilde als solche vorgetäuscht, weil bei Weibchen, wie auch mir aufgefallen ist, der Damm oft konkav gewölbt ist.

Wenn die Grundlage der Nagelschen Arbeit unzureichend ist, so sind auch alle weiteren Schlußfolgerungen hinfällig, die sich übrigens genau der Vorstellung von Rathke anschließen. Nagel meint, der Damm entstehe durch Zusammenwachsen der Seitenwände des hinteren Abschnittes der Kloakengrube, deren übriger Teil den Geschlechtsspalt bildet. Dieser bleibe bei den Weibchen offen, bei den Männchen verwachse er als kavernöser Abschnitt der Harnröhre.

Diesem Gedankenbilde ist Nagel treu geblieben. Er hat es im Jahre 1896 (8 *e*) energisch gegen Keibel verteidigt und neuerdings noch im Lehrbuche der Anatomie des Menschen, herausgegeben von

K. Bardeleben (8 *f*) wiederholt. Aber wie ich durch briefliche Mitteilung weiß, pflichtet Nagel jetzt meiner Ansicht bei.

Den nachhaltigen Einfluß Rathkes bezeugt auch das Referat Borns (1) in Merkel-Bonnets Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte vom Jahre 1893. Trotzdem Born versuchte, ein treues Bild der damaligen Forschungsresultate zu entwerfen, mißlang ihm sein Vorhaben, weil er selbst anscheinend keine eignen Untersuchungen angestellt hatte und darum des gesunden kritischen Maßstabes ermangelte. Sein Referat ist ein neuer vergeblicher Kompromiß zwischen der falschen Meinung der alten verdienstvollen Embryologie und den am Schluß des Jahrhunderts wenigstens teilweise richtig erkannten Tatsachen. Derselbe mußte aber fehlschlagen; denn Born hatte die fundamentale Bedeutung der Arbeit von Tourneux nicht erfaßt und sich durchaus im Gedankenkreise von Retterer bewegt. Er unterscheidet einen ektodermalen und einen entodermalen Teil der Kloake; er nimmt an, die Kloakenmembran sei durch Verwachsung von zwei ektodermalen Epithelflächen entstanden. Von der Oberfläche des Kloakenhöckers ziehe also eine freilich verlegte, ektodermal ausgekleidete Spalte bis zur Ventralwand der entodermalen Kloake. Aus dieser virtuellen Spalte entstehe ein guter Teil des Sinus urogenitalis, sowie der Endteil des Mastdarmes. Mit Retterer glaubt Born, daß die Trennung des Mastdarmes vom Sinus urogenitalis durch Vereinigung von zwei Falten an der Seitenwand der Kloake zustande komme, welche oben zu einer frontalen Scheidewand zusammenwachsen. Die frontale Scheidewand verlängere sich, senke sich in den hintersten, niedrigsten Teil der ektodermalen Kloakenplatte hinein und schneide aus derselben ein Stück als ektodermales Ende des Mastdarmes heraus. Endlich erreiche die frontale Scheidewand die Oberfläche und das kaudale Mastdarmende öffne sich nach außen.

Der Damm werde in folgender Weise gebildet: durch Wachstum der neben und hinter der Kloakenplatte liegenden Abschnitte des Genitalhöckers entstehe eine neue ektodermale Einsenkung, die Dammfurche Reichels. Deren Ränder verschmelzen vor dem definitiven After zum Damme. Als Beweis der Verwachsung sei die Raphe perinei anzusehen. Die Urogenitalhälfte des nach Abtrennung des Mastdarmes übrig bleibenden Restes der Kloakenplatte entfalte sich bei beiden Geschlechtern vom Damme bis zur Spitze des Genitalhöckers als Urogenitalrinne. Bei den weiblichen Tieren dauere sie als offene Spalte, ihre Ränder stellen die Labia minora dar; bei den

Männchen verschmelzen ihre Ränder wieder, so daß der Damm sich auf Kosten des Urogenitalschlitzes sekundär nach vorn verlängere, während die Genitalrinne zum ektodermalen Penisrohre verwachse.

Die drei Jahre später veröffentlichten Untersuchungen von Fr. Keibel haben endlich unsre positiven Kenntnisse über die Kloake außerordentlich bereichert, weil der Verfasser sich der mühevollen Arbeit unterzog, eine Anzahl menschlicher Embryonen in Wachs zu rekonstruieren, und die Modelle nicht bloß durch klare Abbildungen, sondern auch in dem Atelier von H. Ziegler in Freiburg reproduzieren ließ. Dadurch ist es jedermann möglich, sich eine ausreichende Anschauung von der Form der jungen Kloake, sowie von ihrer gewaltigen Formveränderung zu verschaffen. Nach meiner Meinung haben diese Untersuchungen den definitiven Bruch mit der Rathkeschen Lehre angebahnt. Keibel selbst ist freilich nicht so weit gegangen.

Ihn scheint das Referat Borns so sehr beeinflußt zu haben, daß er das allgemeine Resultat seiner Untersuchungen im wesentlichen für eine Bestätigung der alten Lehre angesehen hat. Er erklärt (4*b*, S. 113) die Vorgänge bei der Aufteilung der Kloake von Anfang an ähnlich wie Retterer aufgefaßt zu haben. Obwohl nun Keibel von der Rathkeschen Ansicht beherrscht ist und mehrfach dafür eintritt, so ist er andrerseits ein viel zu exakter Beobachter, um nicht die Schwierigkeiten der Beweisführung zu erkennen und objektiv darzulegen. Dadurch entwickelt sich eine merkwürdige Zwiespältigkeit seiner Meinung, welche den Epigonen einer großen Epoche charakterisiert. Kaum ist eine Behauptung ausgesprochen, so wird sie wieder eingeschränkt. Die Definition der morphologischen Begriffe wird auf diese Weise äußerst schwankend, um die durch bessere Technik erkannten Tatsachen und die falsche Theorie eines hervorragenden Forschers früherer Zeit zu vereinigen.

Schon die Erörterung über den Begriff der Kloake läßt die Unentschiedenheit Keibels erkennen. Er schreibt (4*b* S. 106):

> »*Ich werde beim menschlichen Embryo einen Raum, in den ventral der Allantoisgang, dorsal der Darm mündet, als Kloake bezeichnen, gleichgültig, ob er frei nach außen mündet, oder durch eine provisorische Membran geschlossen ist. Dieser Raum ist beim Menschen durch die Kloakenmembran geschlossen.*«

Gegenüber Hertwig wird ausdrücklich betont, daß ein offener Kloakenafter weder beim Menschen noch bei den Säugern auftritt.

Also hat nochmals ein moderner Forscher den durch die ungenügenden Untersuchungsmittel entschuldbaren Irrtum Rathkes (vgl. oben S. 59) als falsch erwiesen. Die Kloakenmembran des kleinen Embryos *EB*, 3 mm (4*b* S. 64) besteht aus Entoderm und Ektoderm.

»*Die Beteiligung beider Keimblätter ist jedoch eine recht ungleiche. Das Ektoderm ist sehr dünn, während das Entoderm eine recht dicke Zellmasse bildet.*«

Bei älteren Embryonen ist die Beschaffenheit der Kloakenmembran wesentlich verändert, z. B. beim Embryo *Hs.* Bul. 1., 11,5 mm (4*b*, S. 78) ist statt einer Membran eine in sagittaler Richtung hohe, aber transversal dünne Zellplatte vorhanden. Tourneux hatte sie Bouchon cloacale, Retterer Conduit cloacal genannt; Keibel legt ihr den Namen Kloakenplatte bei. Nach den Ausführungen von Retterer, Reichel und Born erwarten wir eine bestimmte Antwort auf die Frage nach der Entstehung der Kloakenplatte, allein vergebens. Keibel erklärt nur:

»*Ektoderm und Entoderm sind in dieser Kloakenplatte nicht mehr abgegrenzt. Wie weit sich beide Keimblätter beteiligen, sei schwer zu entscheiden. Da in früheren Stadien das Entoderm einen größeren Anteil an der Bildung der Kloakenmembran nimmt als das Ektoderm, liegt es nahe, auch in der Kloakenplatte dem Entoderm den Löwenanteil zu geben. Doch ist diese Annahme zwar naheliegend, aber durchaus nicht notwendig.*«

51 Seiten später (4*b* S. 129) wiederholt Keibel:

»*Der Beweis, daß die Epithelplatte im Kloakenhöcker wesentlich ektodermal ist, ist nicht geführt und bis jetzt nicht zu führen. Die Frage, wie viel Ektoderm und wie viel Entoderm sich an dem Aufbaue der Kloakenplatte beteiligt, muß unentschieden bleiben.*«

Da die alte Vorstellung vom offenen Kloakenmunde noch nicht vollständig verschwunden war und manche Autoren, z. B. Nagel, von einer äußern Kloakengrube gesprochen hatten, so behandelt Keibel auch diese Frage, wiederum ohne einen wirklichen Entscheid zu geben. Er beschreibt (4*b* S. 78): Die Kloakenplatte des Embryos *Hs.* Bul. 1, 11,5 mm liegt in einer ganz flachen Furche, welche nur unter der Wurzel des Schwanzes etwas tiefer wird.

»*Diese seichte Rinne zieht von der Wurzel des Schwanzes bis in die Nähe der Spitze des Geschlechtshöckers. Sie ist + dem ektodermalen Teil der Kloakenplatte alles, was man als ektodermale Kloake auffassen darf. Selbst in diesem Stadium übertrifft sonach*

die Ausdehnung der entodermalen Kloake die Ausdehnung der ektodermalen Kloake nicht nur wesentlich, sondern es ist auch, wenn wir überhaupt von einer ektodermalen Kloake sprechen wollen, das Gebiet dieses Kloakenteiles ein ganz minimales.«

An zwei späteren Stellen wiederholt KEIBEL seine Bedenken:

(4*b* S. 106) »*Unentschieden will ich es lassen, ob man die eben beschriebene flache Rinne als Anlage einer ektodermalen Kloake auffassen darf. Mir ist das recht fraglich, da diese Bildung, wie wir sehen werden, später wieder verschwindet.*«

(4*b* S. 118/119) »*Ich habe schon ausgeführt, daß es fraglich ist, ob man diese seichte Rinne als ektodermale Kloakenanlage aufzufassen hat. Tut man das, so würde dem Embryo neben einer sehr ausgedehnten entodermalen Kloake eine ganz kleine ektodermale Kloake zukommen.*«

Um aber nicht ganz gegen die von ihm nicht geteilte Deutung zu verstoßen, rechnet er mit ihr in der Zusammenfassung des zweiten Abschnittes: Die Kloake des Menschen und ihr Schicksal (4*b* S. 126/127):

»*Nachdem die frontale Scheidewand der entodermalen Kloake die Kloakenmembran erreicht hat und der primitive Damm gebildet ist, folgt die Trennung der sehr rudimentären ektodermalen Kloake durch den definitiven Damm.*«

Welche Ansicht KEIBEL über die Teilung der entodermalen Kloake hegt, habe ich nicht mit Sicherheit ergründen können. Darum trage ich hier verschiedene Äußerungen von ihm zusammen. In dem vorläufigen Berichte vom Jahre 1895 sagte er (4*a* S. 189):

»*Ich konnte nachweisen, daß zwei laterale Falten, welche sich zu einer frontalen Scheidewand vereinigen, die entodermale Kloake in die ventral gelegene Harnblase und Harnröhre, resp. Sinus urogenitalis und in den dorsal gelegenen Darm scheiden.*«

Ferner (4*a* S. 192):

»*Der Befund bei dem Embryo H. s. for. 6,5 mm spricht entschieden für zwei laterale Falten, welche sich in kranio-kaudaler Richtung zu einer frontalen Scheidewand verbinden. Wenn ich einmal sagte, daß, da ich keine Nahtspuren gefunden hatte, man die Sache ja auch so darstellen könne, als wenn die Scheidung durch das Tiefertreten einer frontalen Scheidewand erfolgte, die an den lateralen Seiten der Kloake schneller vorwüchse, als in der*

Mitte, so sollte damit nur darauf hingewiesen werden, daß die tatsächlichen Befunde beider Parteien die gleichen sind. Ich trete noch immer für meine ältere Anschauung ein.« —

In der ausführlichen Abhandlung (1896. S. 113—115) gerät er sogar mit Retterer in Streit über das Verdienst, wer die alte Rathkesche Lehre von der Aufteilung der Kloake durch zwei seitliche Falten als erster durch direkte Beobachtungen unterstützt habe; jedoch scheint ihm, wenn man von Mißbildungen absehe, ein durchaus bindender Beweis für diese Entwicklungsart zur Stunde nicht erbracht. Die rein entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen, auf welche sich beide Parteien stützen, seien im wesentlichen die gleichen, erlauben aber eine Deutung nach beiden Richtungen hin. Dieses Zugeständnis ist deshalb sehr wichtig, weil Keibel trotz seiner schönen Rekonstruktionsmodelle nicht energisch für die Rathkesche Ansicht einzutreten wagte. Das genaue Studium der Modelle, sowie ihre Beschreibung in Keibels Aufsatz zeigt denn auch, daß kein direkter Anhaltspunkt für eine solche Stellungnahme vorliegt.

Beim Embryo *EB*, 3 mm (*4b* S. 63) ist die Kloake außerordentlich groß, der Darm in dorso-ventraler Richtung weit ausgedehnt.

»*Wir erkennen an seinen lateralen Wänden Furchen, welche sich auf die Kloake fortsetzen und über die oberen zwei Drittel der Kloake zu verfolgen sind. Dort wo diese Furchen aufhören, ladet die Kloake nach beiden Seiten stark aus, so daß die Kloake hier einen beträchtlichen transversalen Durchmesser hat. Ventral von der Furche erweitert sich der Durchmesser der Kloake schnell in transversaler Richtung, während nach der ventralen Seite dann eine ganz allmähliche Verengerung statt hat, so daß die rechte und linke Wand der Kloake unter recht spitzem Winkel ineinander übergehen. Vom Sattel zwischen Allantois und Darm geht eine breite, aber sehr seichte Furche in dorso-kaudaler Richtung ab; doch erreicht diese Furche die vorher am Darm und an der Kloakenwand beschriebenen lateralen Längsfurchen nicht, sondern verliert sich gegen die ventral von diesen Längsfurchen gelegene transversale Erweiterung der Kloake.*«

Beim Embryo *Hs. J.* 4,2 mm sind

»*ausgedehnte laterale Falten an der Kloake nicht vorhanden. Der Sattel, der den ventral gelegenen, entodermalen Hohlraum vom Darm trennt, setzt sich nach beiden Seiten ein kleines Stück auf die Kloake fort*«.

Keibel hat dieses Relief nicht als Rathkesche Falten angesehen; denn an späterer Stelle (4*b* S. 119, 123) sagt er deutlich:

»*Weit abwärts reichende, laterale, kulissenartige Falten lassen sich weder beim Embryo EB noch beim Embryo H. s. J. an den Seitenwänden der Kloake nachweisen. So sprechen diese frühen Stadien beim Menschen jedenfalls eher dafür, daß die frontale Scheidewand in der Kloake sich hier so, wie Tourneux es will, entwickelt.*«

Dagegen sieht man an dem Modelle von Embryo *H. s. for.* 6,5 mm (4*b* S. 73, 74) von dem

Sattel, welcher Darm und Harnblasenanlage teilt, jederseits eine deutliche Furche auf die lateralen Kloakenwände übergehen und hier eine ganze Strecke weit abwärts ziehen; diese Furche zieht dorsal von der Einmündung des Wolffschen Ganges kaudalwärts.«

Von innen betrachtet erscheint sie als eine

»*Falte, welche, von der Teilungsstelle von Harnblase und Darm ausgehend, in das Lumen der Kloake vorspringt und kaudalwärts zieht.*«

Aber damit wird, wie Keibel (4*b* S. 123) bemerkt, die Frage nicht definitiv entschieden. Zwei Seiten später (4*b* S. 125) werden die sehr ausgesprochenen seitlichen Falten, welche beim Embryo *H. s. for.* 6,5 mm an den lateralen Wänden der Kloake vorhanden sind, als bemerkenswert nochmals erwähnt:

»*Man muß um so mehr Gewicht auf sie legen, als auch Zimmermann bei einem gleichalterigen, menschlichen Embryo von sehr gutem Erhaltungszustande diese Falten aufgefunden hat.*«

Dann fährt Keibel fort:

»*Betrachten wir nun die späteren Stadien, so kann es, wie das ja auch die bekannten schönen Arbeiten von Tourneux, Retterer, Reichel und meine eignen Arbeiten beweisen, nicht zweifelhaft sein, daß das noch übrige Stück der Kloake jetzt aufgeteilt wird.*«

Wir erfahren nicht, wie das geschieht.

Die Beschreibung des Embryos *H. s.* Bul. 1, 11,5 mm berührt die Frage kaum mehr (4*b* S. 77, 78). Es heißt nur:

»*Darm und Harnblase münden in die verhältnismäßig bereits sehr kleine Kloake. Die Scheidung der Harnblasenanlage und Sinus urogenitalis einerseits und Darm andrerseits ist über die Einmündungsstelle der Wolffschen Gänge in kaudaler Richtung fortgeschritten, so daß jetzt auch ein Teil der Harnblasenanlage gebildet ist.*«

Keibel spricht hier gar nicht von den beiden Seitenfalten, weil sie nicht nachzuweisen sind, sondern bloß von dem Herabsteigen der Scheidewand zwischen Darm und Sinus urogenitalis.

Die Embryonen *CR.* 13,6 mm, *Hg.* 14 mm, *Ob.* 15,8 mm sind für die Teilungsfrage zu alt; der primitive Damm ist bereits gebildet.

Wenn man sämtliche positiven Beobachtungen Keibels ohne theoretische Befangenheit erwägt, so muß man erkennen, daß sie keinen Anhaltspunkt für die Rathkesche Ansicht geliefert haben. Bloß beim Embryo *II. s. for.* 6,5 mm sind zwei laterale Falten der Kloakenwand nachgewiesen worden. Aber ob sie wirklich miteinander verschmelzen und die Aufteilung der Kloake herbeiführen, ist dadurch nicht ausgemacht. Da der nächstfolgende Embryo *II. s. Bul.* 1 viel größer (11,5 mm) ist und keine Falten zeigt, so mangeln gerade aus der kritischen Periode die entscheidenden Kenntnisse. Daher wird es verständlich, warum Keibel in der Zusammenfassung (4*b* S. 126—127) angibt:

»*Die entodermale Kloake wird durch eine frontale Scheidewand in einen ventralen und einen dorsalen Abschnitt geteilt. Aus dem ventralen Abschnitt entsteht der größte Teil, vielleicht die ganze Harnblase, die Harnröhre und der Sinus urogenitalis bis zur Kloakenmembran, der dorsale geht in den entodermalen Abschnitt des Rektum über. Hat die frontale Scheidewand die Kloakenmembran erreicht, so ist damit der primitive Damm gebildet.*«

Aus diesen Worten klingt die ganze Resignation des exakten Untersuchers heraus, der trotz seiner Vorliebe für die Ansichten von Rathke, Retterer und Reichel den Mangel an beweiskräftigen Präparaten nicht verschweigen will. Nach meinem Urteile steht jetzt so viel sicher, daß keiner der modernen Forscher die Faltentheorie Rathkes positiv zu bestätigen vermochte. Aus diesem Grunde begreift man auch Keibels vorsichtige Fassung an folgender Stelle (4*b* S. 115):

»*Beim Meerschweinchen kann es gar keinem Zweifel unterliegen, daß während der Aufteilung der Kloake Falten von der seitlichen Wand vorhanden sind.*«

Tatsachen sind eben zwingender als die schönste Theorie und die Modelle haben uns gegen alle Erwartung wieder einmal gelehrt, daß es selbst einem hervorragenden Meister der Embryologie, wie Rathke einer war, nicht gelingt, entwicklungsgeschichtliche Vorgänge durch abstrakte Kombination festzustellen. Alle Versuche seiner

Anhänger, nachträglich die Beweise für die alte Hypothese zu finden, sind endgültig fehlgeschlagen.

Andre Entwicklungsvorgänge der Kloakengegend hat KEIBEL nur beiläufig gestreift. Nach seiner Ansicht (4*b* S. 129) erreicht

»*die frontale Scheidewand die Kloakenmembran und zerlegt sie in zwei Teile, einen vorderen, die Urogenitalmembran, welche sich inzwischen bereits zu einer sagittal gestellten Urogenitalplatte umgebildet hat, und in die Verschlußplatte des Darmes, die man nun wohl passend Analmembran nennen kann*«. — (4*b* S. 127) »*Hat die frontale Scheidewand die Kloakenmembran erreicht, so ist damit der primitive Damm gebildet; es folgt dann die Trennung der sehr rudimentären ektodermalen Kloake durch den definitiven Damm.*« »*Derselbe* (4*b* S. 126) *verdankt seinen Ursprung einer Wucherung des mesodermalen Gewebes in der Umgebung des Anus. Die Wucherungen treten zunächst hinter dem Anus auf, dann erscheint die ektodermale Anusgrube als eine senkrecht zur Geschlechtsrinne verlaufende Spalte. Später greifen die Mesodermwucherungen nach den Seiten dieses Spaltes über und sie vereinigen sich von der Tiefe aus nach der Oberfläche, so daß so eine Fortsetzung des primitiven Dammes und ein richtiger, ektodermaler Aftertrichter entsteht, ein Proktodäum, das freilich nicht in dem alten Sinne durch Einstülpung zustande gekommen ist.*«

Dadurch stimmt KEIBEL der oben als unbegründet nachgewiesenen Auffassung REICHELS bei, nur will er dessen Analhöcker nicht gelten lassen.

Das Resultat unsrer exakt-kritischen Analyse der Vorarbeiten ist wenig erfreulich; denn es hat uns hauptsächlich gezeigt, daß mehrere tüchtige Forscher durch ihre Vorliebe für ein in der akademischen Jugendzeit eingesogenes Dogma Kraft und Zeit erfolglos aufgewendet haben, um RATHKES Lehre zu bestätigen, die jetzt als definitiv beseitigt gelten muß. Gegen sie sprechen folgende Gründe:

1) Bei Säugetierembryonen kommt niemals eine äußere Kloakenspalte vor.

2) Die Kloakenhöhle existiert nur bei den kleinsten Embryonen, welche RATHKE gar nicht untersuchen konnte.

3) Die Kloakenhöhle schwindet bis auf minimale Reste mit dem Wachstum des Embryos durch Verdickung ihrer äußern Wand, des sog. Kloakenpfropfes, s. soliden Kloakenganges, s. Kloakenseptums, s. Kloakenmembran, s. Uralplatte.

4) Niemand hat die Trennungsfalten, wie sie Rathke sich vorgestellt hat, wirklich gesehen. Ja in der langen Zwischenzeit seit 1832 sind eigentlich nur zwei Forscher, Retterer und Reichel entschieden für deren Existenz eingetreten. Keibel hat sich unter vielen Vorbehalten und Einschränkungen dafür ausgesprochen. Aber das, was Retterer und Reichel als Rathkesche Falten bezeichneten, entspricht nicht dem ursprünglichen Begriffe. Man sollte darum lieber von Retthererschen und Reichelschen Falten sprechen, weil jeder der beiden Autoren wieder verschiedene Begriffsinhalte mit dem Terminus »Rathkesche Falten« verknüpft. Bei Retterer sind die plis cloacaux latéraux de Rathke lediglich willkürlich abgegrenzte Zonen im Mesoderm der Uralregion, bei Reichel sind es unrichtig gedeutete Stücke von einzelnen Querschnitten durch das Urodäum in der Gegend der Wolffschen Mündungen. Keibel, der einzige, welcher Falten der hohlen Kloake gesehen hat, nennt sie bloß »seitliche Falten an den lateralen Wänden der Kloake« und geht irgend welcher Aussage über ihr Schicksal geflissentlich aus dem Wege.

5) Die endgültige Teilung der Kloake, die Abtrennung des Enddarmes, die Bildung des Afters hat keiner der bisherigen Untersucher an zureichendem Materiale studiert.

Die nach Rathkes Zeit hinzugefügten Hilfsvorstellungen entsprechen gleichfalls nicht den tatsächlichen Verhältnissen:

6) Der Begriff der äußeren Kloake ist durch Keibels Diskussion als unhaltbar gezeigt.

7) Die Existenz der Dammfurche ist noch nie zwingend erwiesen worden.

8) Die Eröffnung des Urogenitalteiles der Kloakenmembran zur Genitalrinne ist zwar bisher ohne Bedenken angenommen, aber nie genau verfolgt worden.

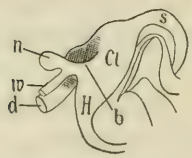
9) Positive Beobachtungen fehlen sowohl für die Verwachsung des Kloakenrandes, wie der Dammfalten, wie der Genitalrinne.

Alles zusammengenommen liegen also gar keine Beweise für die seit 70 Jahren herrschende Lehre von der Entwicklung der Analregion bei Säugern vor. Trotzdem ist kein Grund zur gänzlichen Verzweiflung gegeben; denn Tourneux, dessen Verdienste bereits oben (S. 65—70) in helles Licht gestellt wurden, hat den rechten Weg zur Erkenntnis gezeigt und Keibels vorzügliche Modelle sind ein neues Hilfsmittel zum Fortschritte, da sie die gewaltigen Formveränderungen der Kloake und zwar ganz anders, als alle Anhänger

Rathkes dachten, sowie die successive Größenabnahme der Kloake zum ersten Male unserm Verständnisse näher gerückt haben. Obwohl Keibel auf die Bedeutung seiner Modelle nicht eingegangen ist, liegt sie doch vor aller Augen und es bedarf nur weniger Worte, um sie in das rechte Licht zu stellen.

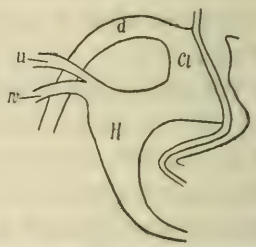
Bei dem kleinsten Embryo *EB* 3 mm (4*b*, Taf. 3 Fig. 1) ist die Kloake groß mit weiter, dorsoventral hoher Höhle, nur ihr hinteres Drittel ladet stärker transversal aus. Beim Embryo *H. s. J.* 4,2 mm (4*b*, Taf. 3 Fig. 3*a*, Taf. 4 Fig. 3*b*) ist ihr Blindende, der Schwanzdarm, spitz kaudalwärts ausgewachsen. Die Wolffschen Gänge münden weit hinter dem Sattel zwischen Darm und Allantois. Mit der Verlängerung des Schwanzes wird der Schwanzdarm noch mehr ausgezogen, so daß er beim Embryo *H. s. for.* 6,5 mm (Fig. 14) als cylindrischer, terminal zugespitzter Schlauch (*s*) an dem geräumigen,

Fig. 14.



Seitenansicht der Kloakenanlage bei dem menschlichen Embryo *H. s. for.* 6,5 mm. Nach Keibel, Arch. f. Anat. u. Phys. 1896. Taf. III Fig. 4. (25/1.)

Fig. 15.



Seitenansicht der Kloakenanlage bei dem menschlichen Embryo *H. s.* Bul. 1, 11,5 mm. Nach Keibel, Arch. f. Anat. u. Phys. 1896. Taf. III Fig. 6. (25/1.)

ungefähr eiförmigem Urodäum (*Cl*) hängt. Zwei Seitenfalten (*b*) markieren bereits die Zone des Enddarmes gegen den Sinus urodaei ab. Bei dem Embryo *H. s. Bul* 1, 11,5 mm (Fig. 15) sind beide Abschnitte dorsoventral auseinander geschoben. Der Enddarm (*d*) muß sich nun mit sanfter Ventralbeugung in den schmalen gemeinsamen Kloakenteil (*Cl*) herabkrümmen. Dieser Formzustand scheint mir durch die Lateralfalten (*b*) des Embryos *H. s. for.* 6,5 mm (Fig. 14) vorbereitet, aber die Formen sehen nicht so aus, als wenn seitliche Falten eingewachsen wären. Sie sprechen nach meiner Meinung für ganz energische Modellierungsvorgänge der Kloake selbst, als sei der Sinus urogenitalis oralwärts gewachsen und mit der allgemeinen Volumzunahme des ganzen Rumpfes in ein tieferes Niveau geschoben worden, während der ihm bisher benachbarte Darm dorsal unter der Chorda stehen geblieben ist. Wenn in den Zwischenstadien

von 6,5—11,5 mm nichts andres erfolgt wäre, als die Vereinigung der an dem Modelle des Embryos 6,5 mm (Fig. 14) gezeichneten Falten (*b*), dann müßte doch der Darm ziemlich parallel dem Sinus urogenitalis ziehen. So aber (Fig. 15) ist er durch eine breite Mesodermzone von diesem getrennt und geht mit schwacher Biegung in die Kloake herab. Wollte man auch annehmen, der Darm sei erst durch die Verwachsung der Seitenfalten abgetrennt worden, so wäre damit immer noch nicht die elegante Biegung des Analrohres und der große Abstand der Teilprodukte erklärt. Wenn man die Form des Urodäums an den beiden Modellen (Figg. 14 und 15) genau vergleicht, so sieht man die charakteristische Krümmung der Lateralfalte (*b*, Fig. 14) an der dorsalen Wand des Sinus uro-

Fig. 16.

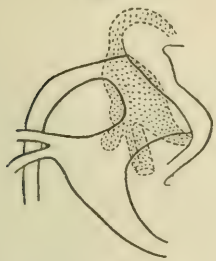


Fig. 17.

Die in Figg. 14 und 15 gesondert abgebildeten Kloakenanlagen aufeinander gezeichnet, die Kloakenanlage des älteren Embryos mit ausgezogenen Linien, diejenigen des kleineren (6,5 mm) Embryos punktiert.

genitalis (Fig. 15 *H*) dicht hinter der gemeinsamen Mündung des Wolffschen Ganges (*w*) und Ureters (*u*) genau wiederkehren. Sie ist also trotz aller Veränderung des Urodäums streng erhalten worden. Um sich davon noch besser zu überzeugen, muß man nur die beiden Figuren 14 und 15 aufeinander zeichnen, wie ich es in Figur 16 und 17 versucht habe, dann wird man durch die merkwürdige Formenkonkordanz überrascht. Ich glaube daher, die beiden von Keibel beschriebenen Lateralfalten sind weit entfernt, Falten im Sinne Rathkes zu sein. Sie sind vielmehr ein Zeichen starker Wachstumsenergie und bereiten den Formzustand der Kloake beim Embryo 11,5 mm (Fig. 15) vor, indem durch Wucherung der Faltenzone (*b*) die dorsoventrale Entfernung der beim Embryo 6,5 mm (Fig. 14) eng zusammenliegenden Teile der ursprünglichen Kloakenanlage erzeugt wird. Mangels genauer Kenntnisse über die Wachstumskraft andrer Zonen der Kloake habe ich in den Figuren 16, 17 verschiedene Möglichkeiten vorgeführt, wie man die kleinere und größere Kloakenanlage

aufeinander beziehen könnte. Ich selbst bin mir des rein hypothetischen Wertes meiner Auffassung wohl bewußt und mag gar nicht versuchen, dieselbe noch besser plausibel zu machen. Ich habe sie hier nur geäußert, um zu zeigen, daß keine reelle Notwendigkeit vorliegt, die Teilung der Kloake noch immer nach dem Schema Rathkes zu erklären. Es bedarf weiterer Untersuchung von vielen Embryonen einer sehr vollständigen Reihe, bis die Frage definitiv geklärt ist. Aber das vertrete ich heute schon mit voller Bestimmtheit: Die Verwachsung der seitlichen Falten wird bei der Aufteilung des Urodäums eine sehr untergeordnete Rolle spielen!

VIII.

Die Stilistik des Urodäums.

Von

Dr. A. Fleischmann.

Die bessere Bekanntschaft mit den ontogenetischen Vorgängen bei den Säugern zwingt mich, mehrere im vorigen Jahre ausgesprochene Ansichten über den Stilwert bestimmter Teile der Afterregion aufzugeben, nämlich die Behauptungen, daß der Kotafter der Säuger dem Urostoma der Reptilien und Vögel homolog sei, ferner daß das Urodäum der Säuger seine Verbindung mit dem Afterfeld verloren und dafür eine stilistisch neue Öffnung am Gipfel der Afterlippe gewonnen habe. Diese Gedanken waren durchaus falsch. Der Kotafter hat sich als die stilistisch neue Öffnung erwiesen, das Urostoma bleibt dem Urodäum treu und von einer neuen Pforte des Urodäums am Gipfel der Afterlippe kann keine Rede sein. Die stilistische Übereinstimmung der Amnioten ist eben noch größer, als ich im vorigen Jahre dachte.

Die Eigenart des Urodäums der Säugetiere beruht nun nicht bloß darauf, daß die dichte Nachbarschaft von Allantoisstiel und Enddarm (ein charakteristisches Merkmal der Sauropsiden) vermißt wird, weil die Mündung des Enddarmes an der dorsalen Wand und weit hinter den Mündungen der Urogenitalgänge liegt. (Ich sage nicht mehr: verschoben wird, Morph. Jahrb. Bd. 30, S. 668.) Sie ist auch noch in der Anwesenheit einer ganz kleinen, unpaar dorsalen, dem Afterfelde nahen Aussackung, der Pars analis urodaei, welche mit dem Enddarme zusammenhängt, sowie in der starken Entfaltung des zur Allantois ziehenden Sinusteiles und dem Mangel paariger Urogenitaltaschen zu sehen. Die bei Sauropsiden verbreitete

Tendenz zur Erweiterung des urodäalen Lumens ist hier durchaus unbekannt. Sämtliche Abschnitte des Urodäums besitzen meist ein enges Lumen oder erhalten, wie die Uralplatte, sehr spät ihre Lichtung.

Der hintere Rand des Urodäums bezw. der Uralplatte liegt dem kaudalen Abfalle der Afterlippe an, aber erstreckt sich von vorn herein nicht über die ganze Länge der schräg geneigten Fläche, wie z. B. bei den Vögeln und Krokodilen. Ein ganz unansehnlich kleines Stückchen derselben nahe der Schwanzwurzel, das Afterdammfeld, bleibt frei (Taf. I Fig. 2). Das ist ein außerordentlich wichtiger Umstand für die stilistische Deutung. Wenn ich ihn auch nicht als Anzeichen einer Verkürzung des Urodäums ansprechen will, so weist er doch auf eine Veränderung der typischen Eigenschaften der Afterlippe hin, an der frühzeitig ein kleiner Bezirk für Kotafter und Damm bestimmt ist.

Durch Verschiebung der Pars analis urodaei und deren Anlagerung an das Ektoderm der Afterfeldes wird der einzig in der Wirbeltierwelt dastehende Säugetiercharakter des ausschließlich für Kot bestimmten Afters noch deutlicher gefestigt. Die von R. Meyer (6) ohne eingehende Studien gegen meine Ansicht erhobenen Einwände zerstieben durch diese Tatsache in nichts. Ich habe aber insofern Unrecht gehabt, als ich meinte (Morph. Jahrb. Bd. 30 S. 670), das Urodäum habe seine typische Öffnung auf dem Ektoderm des Afterfeldes, bezw. an der Basis der oralen Afterlippe dem Enddarm abgetreten, welcher selbst wieder seine typische Öffnung an der oralen Urodäumwand (das Koprostoma) kaudalwärts längs der dorsalen Wand des Urodäums in die nächste Nähe des Afterfeldes schiebe, so daß das Koprostoma an das Ektoderm in der basalen Zone der mächtigen Afterlippe gelange und indem es dort durchbreche, sich vom Urodäum gänzlich sondere. Darum erklärte ich (Morph. Jahrb. 30. Bd. S. 673) den Kotafter als durchaus homolog dem in die Aftertasche führenden Urostoma der Vögel.

Als ich diese Deutung aussprach, kannte ich die Existenz und das Schicksal des analen Urodäums noch nicht und habe fehlerhafter Weise einen späteren Formzustand dem Vergleiche zugrunde gelegt. Jetzt aber ist für das Schaf, Schwein und Kaninchen — ich zweifle nicht, daß andre Säuger sich ebenso verhalten — die Tatsache festgestellt, daß das Urodäum nie bis zur Basis der Afterlippe reicht und daß das Analrohr an das frei gelassene Afterdammfeld des kaudalen Lippenabfalles gelangt.

Daraus muß man folgern, nicht der Enddarm gewinnt einen neuen Ausgang an der Haut, sondern das Urodäum der Säugetiere erhält zwei äußere Öffnungen, nachdem der kleine dorsale Teil (Pars analis urodaei) von dem größeren Teile (Sinus + Lamina urodaei) abgetrennt worden ist. Dann gehört die allen Amnioten typische Öffnung des Entodermrohres am kaudalen Lippenabfalle wirklich dem Urodäum und die stilistisch neue, sekundäre Öffnung (der Kotafter), welche dorsal über der typischen liegt, führt durch den kleinen urodäalen Vorraum der Pars analis in das Rektum. Das Koprostoma entspricht der Grenze zwischen Pars analis und Pars ampullaris recti, wo das mehrschichtige Plattenepithel in das einschichtige Darmepithel übergeht.

Die Stilgemeinschaft der Amnioten ist wirklich großartig. Denn durch die Untersuchung ist jetzt bewiesen, daß das Afterfeld stets die Anlagerungsstätte des Urodäums bildet und daß der Enddarm niemals direkt an der Haut des Afterfeldes münden darf. Immer ist ihm das Urodäum vorgelagert, mag nun diese Kammer groß und lang sein, wie bei den Reptilien, oder mag sie zu dem schier unbedeutenden Ringstreif der Pars analis recti verkürzt werden, wie bei den Säugetieren.

Nebenbei bemerkt erscheint es mir vom höchsten Interesse, daß bei Vögeln und Säugetieren das Koprostoma dem Ektoderm des Afterfeldes so nahe geführt wird, freilich auf total verschiedenem Wege: bei den Vögeln (Morph. Jahrb. Bd. 30, S. 623—627) durch Vorbuchtung der oralen Wand des Urodäums, bei den Säugern durch die Anlage der Pars analis urodaei in nächster Nähe des Afterfeldes.

Die stilistische Einheit erstreckt sich noch auf weitere Punkte. Nachdem ich die Pars analis als Derivat des Urodäums erkannt hatte, ist mir auch klar geworden, daß die Säugetiere ein Koprodäum besitzen genau von dem gleichen morphologischen Werte, wie die Sauropsiden. Ich meine damit die spindelförmig erweiterte Kotblase des Enddarmes, Pars pelvina (Waldeyer) sive Pars ampullaris recti. Da das Koprodäum der Reptilien und Vögel stets oral vor dem Urodäum liegt, so kann die längst bekannte Erweiterung des Mastdarmendes, welche gleichfalls oral vor der Pars analis recti liegt, gar nichts andres sein, als die dem Amniotenstile typische Kotkammer. Außer der Lagebeziehung zum Urodäum stimmen auch die andern Merkmale: die starke Aufblähung der Pars ampullaris, die ringförmige Einengung oder Knickung an der Grenze der Rektalampulle gegen den zylindrischen Teil des Rektum,

bezw. das Colon sigmoides, der Mangel der Taeniae, die Verstärkung der Muskulatur, die ins Lumen vorspringenden Falten, d. i. die mittlere Falte (Kohlrausch) an der rechten Seitenwand und je eine obere und untere Falte der linken Seitenwand (vgl. Fr. Merkel [5]). Der Sphincter ani internus würde dem Schließmuskel entsprechen, den wir bei Reptilien (Morph. Jahrb. Bd. 30, S. 550, 552) an der hinteren Grenze des Koprodäums gesehen haben. Der Sphincter ani externus dagegen schlingt seine quergestreiften Fasern um die Wand des analen Urodäums als Annulus haemorrhoidalis.

Wenn ich im letzten Jahre erklärte (Morph. Jahrb. Bd. 30, S. 671), es erhebe sich ein den Kotafter umsäumender, ringförmiger Abschnitt der Lippenbasis als kurzer zylindrischer Ringwall, innen und außen mit Ektoderm bekleidet, um sich als Hautmantel des Sphincter ani externus zu entwickeln, so sprach ich unter dem Banne der im vorhergehenden Kapitel kritisierten, embryologischen Abhandlungen. Auf Grund meiner neuen Studien lasse ich jetzt die irrige Behauptung fallen.

Mit der Abtrennung des analen Urodäums ist auch der Damm gebildet, weil der Zusammenhang der beiden ungleich großen Teile des Urodäums gelöst ist und das zwischen den Teilprodukten liegende Mesoderm an das Afterfeld stößt, besonders wenn sich der schmale ventrale Ausläufer der Pars analis, der vordem zur Uralplatte zog, noch mehr verkürzt.

Da Mesoderm immer in dem Raume zwischen Darm und Sinus urodaei (Fig. 15) eingebettet ist, so bedarf es keiner besondern Vorgänge, wie man sie früher als Verwachsung der hypothetischen Dammfalten oder starker Mesodermwucherung um den Aftertrichter zur Erklärung notwendig hielt, um den Damm zu schaffen. Die Lösung der Pars analis von der Uralplatte, die Verkürzung ihres engen ventralen Ausläufers bewirken, daß Mesoderm an das Afterdammfeld des kaudalen Lippenabfalles gelangt.

Gleichzeitig mit der Dammbildung erfährt die Afterlippe eine spezifisch neue Modellierung ohne Homologie bei Sauropsiden. Aus dem ursprünglichen, einfach konischen Höcker wird eine basale Zone, das Afterdammplateau und der Umbilikalwulst, an den lateralen Flächen die beiden Skrotalhöcker differenziert; nur die Gipfelzone bleibt als kurzer Phalluszapfen bestehen.

Vor dem Damme, zunächst in ganz geringer Entfernung vom Kotafter bricht die typische Öffnung des Urodäums, Orificium urodaei, gegen den kaudalen Lippenabfall durch, um zeitlebens als

Ausgangspforte für Harn und Geschlechtszellen zu dienen. Meine vorjährige Angabe (Morph. Jahrb. Bd. XXX, S. 671), daß das Uralrohr, ein neues Produkt des Urodäums der Säugetiere, am Gipfel der Afterlippe eine stilistisch neue Öffnung gewinne, ist falsch. Gleich falsch war die Homologisierung beider mit der Uralrinne und deren Ende an der Spitze des spiralig gedrehten Phallus bei den Vögeln. Ich hatte damals das Unglück, meist männliche und sehr wenig weibliche Embryonen zu untersuchen, deshalb bin ich in Fehler verstrickt worden. Jetzt aber habe ich nicht bloß bei Schaf und Schwein, sondern auch bei Maulwurf, Hamster, Maus, Katze, Fuchs festgestellt, daß die Uralpforte stets an der Basis des Phalluszapfens liegt und lediglich einen soliden Schenkel bis zum Epithelhörnchen am Gipfel der Afterlippe entsendet. Letzteren habe ich irrtümlicherweise als Uralrohr gedeutet. Das Uralrohr kommt aber überhaupt nur den Männchen zu und entsteht auf eine ganz andre Art, als ich früher glaubte, nämlich durch Verschiebung des Phallushöckers und intensives Wachstum der Dammregion. Auch hierin spricht sich wieder ein morphogenetischer Charakter aus, der den Sauropsiden durchweg fremd ist. Denn ihr Phallus haftet an seiner Bildungsstätte, dem Afterfelde. Bei den Säugern aber wird er davon entfernt. Bei den Weibchen zwar bleibt, wie oben (S. 47) nachgewiesen wurde, die Uralpforte samt dem Klitoriszapfen vor dem schmalen Damme nahe dem Kotafter stehen, jedoch bei den männlichen Embryonen werden beide mehr oder weniger weit nabelwärts verschoben und der im gleichen Sinne wachsende Damm wandelt den Uralkelch zum engen Uralrohre (Pars cavernosa penis) um.

Nach der radikalen Revision meiner vorjährigen Angaben halte ich die Stilistik der Kloakenregion bei Amnioten geklärt. Großartig ist die unbedingte Herrschaft des einheitlichen Formgesetzes, das aller Bildung dieser Gegend zu Grunde liegt. Ebenso bewundernswert erscheinen mir aber die verschiedenen Wege, auf welchen die Natur den einfachen Bauplan zu variieren weiß, um den drei großen Abteilungen der Reptilien, Vögel und Säugetiere ihre spezifischen Charaktere aufzuprägen.

Soweit meine Erfahrung reicht, folgen sämtliche Säugetiere den eben kurz skizzierten Stilregeln, sogar die Monotremen sind davon nicht ausgeschlossen. Das von Keibel (4*c*) kürzlich veröffentlichte Schema für Echidna zeigt die Öffnungen des Enddarmes und des Sinus urogenitalis durch einen schmalen Damm getrennt, aber in eine tiefe Höhle (sog. Kloake) versenkt. Auf der Anatomenver-

sammlung in Heidelberg (30. Mai bis 2. Juni 1903) demonstrierte Keibel seine schönen Rekonstruktionsmodelle der sonderbaren Kloakenentwicklung von Echidna und machte klar, daß der bisher als Kloake aufgefaßte Raum gar keine Kloake ist, sondern eine sekundäre Hautbildung. Ursprünglich liegt die Urallippe junger Echidnaembryonen ebenso an der Oberfläche der Bauchwand wie bei den placentalen Säugetieren und das Urodäum durchläuft ein Formstadium, durchaus homolog demjenigen, welches Keibel vom menschlichen Embryo *H. s.* Bul. 1, 11,5 mm (Fig. 15) modelliert hat, oder welches ich bei Schaf und Schwein fand (Taf. I Figg. 3, 7). Später erst wird die ganze Afterlippe, bezw. Phallus, Uralpforte und Kotafter von der Bauchoberfläche in die Höhlung einer Hautgrube versenkt. Also folgt Echidna dem morphogenetischen Typus der wahren Säugetiere und kann nicht mehr als Übergangsform zu den Sauropsiden gelten. Es ist daher an der Zeit, den unzutreffenden Namen »Kloake« abzuschaffen. Ich schlage vor, den ektodermalen Urogenital-Analvorhof als Ektodäum oder mit Anlehnung an den systematischen Namen »Monotremata« als Tremadäum zu bezeichnen.

Literaturverzeichnis.

1) G. Born, Die Entwicklung der Ableitungswege des Urogenitalapparates und des Dammes bei den Säugetieren. In: Merkel-Bonnets Ergebnissen der Anat. u. Entwicklungsgesch. III. Bd. 1893.

2) A. Ecker, Icones physiologicae. Leipzig 1851—59. Taf. 29 Figg. 8—18.

3) A. Fleischmann, Morphologische Studien über Kloake und Phallus der Amnioten. Morph. Jahrb. 30. Bd.

4*a*) F. Keibel, Über die Entwicklung von Harnblase, Harnröhre und Damm beim Menschen. Verh. anat. Ges. 9. Vers. Basel 1895. S. 189—199.

4*b*) —— Zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Urogenitalapparates. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1896. S. 55—156.

4*c*) —— Zur Anatomie des Urogenitalkanals der Echidna aculeata var. typica. Anatomischer Anzeiger. XXII. Bd. 1902. S. 301—305.

5) Fr. Merkel, Die Pars ampullaris recti. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Herausgeg. von Fr. Merkel und R. Bonnet. X. Bd. 1900. S. 524—546.

6) Rob. Meyer, Einmündung eines Ureters in eine Uterovaginalcyste des Wolffschen Ganges mit Erklärung der normalen Entwicklung und der Phylogenese. Ztschr. f. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. 49. Heft 1.

7) Joh. Müller, Bildungsgeschichte der Genitalien. 1830.

8*a*) W. Nagel, Über die Entwicklung der Sexualdrüsen und der äußeren Geschlechtsteile beim Menschen. Sitzungsber. Akad. Berlin 1888. II. S. 1027.

8*b*) —— Über die Entwicklung des Urogenitalsystems des Menschen. Archiv f. mikr. Anat. XXXIV. Bd. 1889.

8*c*) —— Über die Entwicklung der Urethra und des Dammes beim Menschen. Archiv f. mikr. Anat. XL. Bd. 1892.

8*d*) —— Über die Entwicklung der inneren und äußeren Genitalien beim menschlichen Weibe. Archiv f. Gynäkologie. XLV. Bd. 1894.
(Ist nur eine zusammenfassende Übersicht der früheren Spezialuntersuchungen.)

8*e*) —— Zur Entwicklung des Urogenitalsystems beim Menschen. Archiv f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1896.

8*f*) —— Die weiblichen Geschlechtsorgane. Handbuch der Anatomie des Menschen. Herausgeg. von K. von Bardeleben. VII. Bd. 2. Teil. 1. Abt. S. 19—27.

9) H. Rathke, Abhandlungen zur Bildungs- und Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Tiere. I. Teil. 1832.

10*a*) P. Reichel, Die Entwicklung des Dammes und ihre Bedeutung für die Entstehung gewisser Mißbildungen. Ztschr. f. Geburtsh. u. Gynäk. XIV. Bd. 1888.

10*b*) —— Die Entwicklung der Harnblase und Harnröhre. Verh. d. phys. med. Gesellsch. Würzburg. XXVII. Bd. 1893.

10*c*) —— Die Entstehung der Mißbildungen der Harnblase und Harnröhre an der Hand der Entwicklungsgeschichte bearbeitet. Archiv f. klin. Chirurgie. XLVI. Bd. 1893.

11) E. Retterer, Sur l'origine et l'évolution de la région ano-génitale des Mammifères. Journ. Anat. Phys. tom. XXVI. 1890.

12*a*) F. Tourneux, Sur les premiers développements du cloaque, du tubercule génital et de l'anus chez l'embryon du mouton. Journ. Anat. Phys. tom. XXIV. 1888.

12*b*) —— Sur le développement et l'évolution du tubercule génitale chez le foetus humain dans les deux sexes. Journ. Anat. Phys. tom. XXV. 1889.

Gestaltung und Klassifikation der Geweihe des Edelhirsches,

nebst einem Anhange über die Stärke der Karpathenhirsche und die zwei Rassen derselben.

Von

Dr. Eugen Botezat.

(Czernowitz, Bukowina.)

Mit Tafel IV und einer Figur im Text.

Einleitung.

Wie sehr auch das treffliche Werk der Natur, welches den Kopf der männlichen *Cerviden* schmückt und diese zur herrlichen Zierde der Wälder macht, das Herz des Jägers, das Interesse des Naturforschers und die Schaulust des Laien fesseln mag, so ist es doch durchaus keine leichte Sache in die Geheimnisse seiner Bildung einzudringen. Ein beredtes Zeugnis hierfür gibt uns die überaus umfangreiche Literatur über diesen Gegenstand. Und, wiewohl hierdurch die Erkenntnis ziemlich weit vorgedrungen ist, ist man trotzdem noch nicht so weit gekommen, die allererste Frage, welche sich an diese Bildungen knüpft, die Ursache und den ersten Anstoß ihrer Entstehung in jeder Hinsicht vollkommen einwandfrei zu erklären. Es bedurfte wohl langer Zeit und zahlreicher Einzelerfahrungen bis man zu einer gewissen Kenntnis der normalen Stufenfolge in der ontogenetischen und phylogenetischen Entwicklung des Geweihes gelangt ist. Der Vergleich beider läßt, wie schon der neueste Forscher auf unserm Gebiete Rörig (10, III, S. 77)[1] ganz besonders hervorhebt, das »biogenetische Grundgesetz« Haeckels wie kaum etwas andres zum Vorschein treten[2]. Denn in der Tat läßt sich nach

[1] Siehe das Literaturverzeichnis am Schlusse.

[2] Fleischmann, A., hat bekanntlich in »Die Descendenztheorie« usw. (Leipzig 1901) den Versuch gemacht den Darwinismus zu vernichten, wobei er

den sorgfältigen Aufzeichnungen Rörigs fast jede Geweihbildung der rezenten Hirsche als eine bald deutlicher, bald weniger deutlich zum Vorschein tretende Wiederholung des Geweihes eines bestimmten fossilen Hirsches erkennen.

Wenn ich es nun angesichts der erwähnten umfassenden Literatur und der ausgiebigen Kenntnisse und Erfahrungen, welche in ihr niedergelegt sind, dennoch unternehme, mich hier mit dem Gegenstande der morphologischen Geweihbildung, beziehungsweise Ausbildung oder Form der Geweihe zu beschäftigen, so liegt dies weniger in dem Bewußtsein neue wissenschaftliche Ergebnisse vorzuführen, als vielmehr in dem Drange eine möglichst übersichtliche zusammenfassende Darstellung der Tatsachen und der hierbei wirksamen Gesetze, wie sich mir dies auf Grund empirischer Beobachtungen und theoretischer Erwägungen, sowie auch der Literaturstudien ergeben hat. Ich denke wohl auch an manche Widersprüche, welche sich bei den Bearbeitern dieses Gegenstandes vorfinden. Diese sind aber nicht unbegründet. Denn bei der Beurteilung der Tatsachen, welche mit der Entwicklung und Bildung der Geweihe in Beziehung treten, findet man eine derartige Fülle der mannigfaltigsten Faktoren, durch welche schon die verschiedensten Formen von Geweihen entstehen können, so daß es oft recht schwer ist, dieselben gleichmäßig in die Wagschale zu nehmen. Daraus aber folgt oft eine einseitige Beurteilung der Formen. So kommt es, daß der eine Forscher dieses, der andre jenes Entwicklungsprinzip oder Bildungsgesetz zur Geltung bringt, oder in dem Erfassen eines neuen Gesichtspunktes einen alten gar nicht oder nicht hinlänglich würdigt. Übrigens spielt hier, wie bei jeder Beurteilung, auch das subjektive Ermessen, das Gefühl gewissermaßen eine nicht unwichtige Rolle. Berücksichtigt man noch, daß jeder Interessent im allgemeinen ein andres Beobachtungsmaterial vor sich hat, so ergibt sich, daß die geleistete Arbeit, wenn auch eine vorzügliche, so doch keine vollständige ist und es auch nicht sein kann.

Mit dem Bewußtsein der soeben angedeuteten Unvollständigkeit gehe ich nach diesen vorausgeschickten Bemerkungen zum Thema selbst über und wende mich zunächst der Besprechung der Geweihentwicklung zu.

---

natürlich auch das biogenetische Grundgesetz verwirft. Dieses Unternehmen wurde von Plate u. a. widerlegt, und es mag hier das Beispiel vom Hirschgeweih als ein wirksamer Beweis für die Richtigkeit der Haeckelschen Lehre und die Hinfälligkeit der Fleischmannschen Tendenzen hingestellt werden.

I. Die Stufenfolge in der Ausbildung der Geweihformen.

Es ist eine wohlbekannte Tatsache, daß sich mit dem Alter des Hirsches die Form seines Geweihes ändert und ebenso bekannt ist es, daß unter den rezenten Hirschen der altweltliche Rothirsch und der amerikanische Wapiti die höchsten Ausbildungsformen des Stangengeweihes entwickeln. Auch die aufeinander folgenden typischen Formen sind sowohl von Natur- wie auch Jagdkundigen zu wiederholten Malen beschrieben worden. Nichtsdestoweniger wird dem in der Praxis wohl zum geringsten Teil Rechnung getragen, was namentlich von den stärkeren Geweihen alter Hirsche gilt, worauf im zweiten Teile dieser Schrift näher eingegangen werden soll. Daher erachte ich es für notwendig, die vollständige Entwicklungsreihe der Geweihe zu betrachten, auch auf die Gefahr hin, mich einem eventuellen Vorwurf auszusetzen, daß ich auch Wiederholungen von bekannten Tatsachen vorgeführt habe. Da aber in den einzelnen Kapiteln auch manches Neue vorzubringen sein wird, so sind Wiederholungen schon des Zusammenhanges halber unvermeidlich.

Alle Entwicklungsformen der Geweihe lassen sich in zwei charakteristische Abteilungen scheiden. Die eine umfaßt die einfachen Formen mit ungegabelten Sprossen, die andre Formen mit deutlich entwickelter oder bloß angedeuteter Gabelung der distalen Endsprossen, wodurch die sogenannte Krone entsteht. Denn der Typus der Form ist ein verschiedener, je nachdem das Geweih eine Krone trägt oder nicht.

A. Das einfache Geweih.

Dieses charakterisiert sich durch eine einfache oder mit Sprossen versehene Stange. Die Sprossen sitzen der letzteren auf und gehen durch Gabelung derselben hervor. Alle liegen in einer mit der Längsachse des Tieres mehr oder minder parallel laufenden, gleichmäßig gekrümmten Ebene.

Es mag hier erwähnt werden, daß wir wesentliche und unwesentliche oder akzessorische Sprossen unterscheiden können. Zu den ersteren gehören solche, deren Auftreten dem Geweih eine typische Form geben, da sie normalerweise eine bestimmte Form und Richtung, namentlich aber einen bestimmten Platz an der Stange haben, zu den letzteren hingegen solche, die nicht nur selten zur Entwicklung gelangen, sondern auch an verschiedenen Stellen der

Stange oder der wesentlichen Sprossen entstehen und in der Regel nur kleine Dimensionen annehmen, welche daher dem Geweih kein typisches Gepräge zu geben befähigt sind, es sei denn, daß es sich um abnorme Bildungen oder Abnormitäten handelt. Diese akzessorischen Sprossen treten nicht selten in den Winkeln der Gabeln auf, wodurch sie zugleich auch eine Abweichung vom allgemeinen, die gesamte Geweihentwicklung beherrschenden Gesetze der Gabelbildung bekunden. Bloß eine einzige Sprosse dieser Kategorie, welche jedoch unter dem Einflusse des Bildungsgesetzes entsteht, hat durch ihr, man könnte sagen, typisches und häufiges, wenn nicht regelmäßiges Auftreten die Bedeutung der wesentlichen Sprossen erlangt, nämlich die Eissprosse oder zweite Augsprosse, über welche weiter unten des Näheren die Rede sein wird.

1. Geweihstufe. Das Knopfgeweih.

Rörig (10) ist der erste, welcher diese Geweihform richtig gewürdigt hat. Er erwähnt, daß zwar Altum (1) Knopfspieße beschrieben hat, doch handelte es sich hier um Knöpfe mit bereits ausgebildeten Rosen, welche letzteren schon einem höheren Alter entsprechen, als das Alter jenes Hirsches gewesen sein mochte, an dessen Stirnzapfen Rörig die ersten Knopfspieße entwickelt sah. Er schätzt das Alter desselben auf 12 bis 13 Monate. Die Knopfspieße waren wenige Millimeter hoch, entbehrten der Rose und, da der eine bereits abgefallen, an dem andern aber die durch die Nekrose bewirkte Demarkationslinie zu erkennen war, so schloß Rörig, daß dieselben bei Lebzeiten des Hirsches nicht mit Haut bekleidet, beziehungsweise abgefegt waren. Der Schädel befindet sich im Senckenbergschen Museum zu Frankfurt a. M.

Ich habe zwar diese Geweihform beim Edelhirsch selbst noch nicht gesehen, bin aber von deren Existenz als erste Geweihstufe vollkommen überzeugt, zumal ich im Besitze eines Rehbockschädels bin, dessen Stirnzapfen derlei Knopfspieße tragen. Im Dezember des vergangenen Jahres geschossen, konnte man zwischen den langen die Stirnzapfen bedeckenden Haaren unregelmäßige von Haut entblößte mit Riefen versehene Knochenleisten sehen. In dem von der Haut entblößten (präparierten) Schädel sind diese seitlich schwach zusammengedrückten Knöpfe als besondere von den Stirnzapfen sich distinguierende Bildungen zu erkennen. Sie sind wenige Millimeter hoch, und zeigen verschiedene kleine unregelmäßige Erhebungen, nach Art der Geweihperlen.

Diese erste Geweihform des rezenten Hirsches ist die Wiedergabe der ersten fossilen Geweihform von *Dicrocerus furcatus* Hens. aus dem Miozän von Steinheim (siehe Rörig [10] S. 535 und Fig. 1). Man muß die Knopfspieße des Rehbockes gesehen haben, um, wie Rörig sagt, in der Tat »von dem hohen Grade der Übereinstimmung des ‚ersten Geweihes' des *Dicrocerus furcatus* mit dem des *Cervus capreolus* überrascht zu sein«. Dieses Geweih wird nach Rörig etwa im Juli, also im dreizehnten Monate des Hirsches, abgeworfen.

2. Geweihstufe. Das Spießgeweih (Fig. 1).

Dies ist das erste deutlich erkennbare Geweih und zeichnet sich aus durch zwei geriffte Fortsetzungen des schlanken Stirnzapfens, die im mäßigen Bogen nach außen divergieren und mit den Spitzen sich wieder gegeneinander kehren. Letztere sind in der Regel nicht scharf und können unter Umständen knopfartig ausgebildet sein. Die Länge der Spießerstangen beträgt nach der allgemein herrschenden Meinung bis 30 cm. Für die Hirsche der Bukowinaer Karpathen, welche ich aus eigner Anschauung kenne, kann dies natürlich auch als Norm gelten, doch kommt es nicht gar selten vor, daß man hier Hirsche mit längeren Spießen als 30 cm antrifft. Ich besitze ein Spießgeweih, dessen rechter Spieß 35 cm, dessen linker 33,5 cm mißt. Am 27. März 1902 habe ich im Waldorte Lopatna, in der Serether Ebene, einen starken Spießer erlegt, dessen rechte Stange sogar 38,5 cm, die linke 35,5 cm betrugen (Fig. 1). Daß es sich hier nicht um einen zurückgesetzten, d. i. durch regressive Geweihentwicklung hervorgegangenen Spießer handelt, ist sehr deutlich zu ersehen aus den kaum hervortretenden und nach oben sich allmählich verjüngenden Rosen. Es beträgt nämlich der größte Umfang dieser 9,4 cm, während jener des Stirnzapfens unmittelbar unter der Rose 9 cm beträgt. Noch etwas Merkwürdiges ist an diesem Geweih zu sehen. Während nämlich nach Rörig der Spießerhirsch sein Geweih normalerweise in der Mitte des Monats Juni, somit im Alter von genau zwei Jahren, abwirft, findet man an diesem Spießgeweih sehr deutlich die Demarkationslinie bereits ausgebildet; ein Zeichen, daß das Geweih in kurzer Zeit hätte abgeworfen werden sollen. Es wäre dieser Abwurf somit um 1—1½ Monate früher erfolgt. Diese Erscheinung ist wohl auf die besondere Stärke (90 kg) des Hirsches zurückzuführen. An dem linken Stirnzapfen ist die Demarkationslinie nur bis zu ¾ ausgebildet, während etwa ¼ des Stirnzapfenumfangs noch intakt ist (an der Außenseite).

Diese Geweihform ist als eine Wiederholung des durch KINKELIN (7) beschriebenen Spießgeweihes von *Dremotherium Feignouxi* Goeffr. aus dem Untermiozän, sowie der mittelmiozänen Gattung *Dicrocerus* anzusehen und findet sich als höchste Form bei den rezenten amerikanischen Hirschen *Coassus* und *Pudua*, sowie der altweltlichen Gattung *Elaphodus*.

3. Geweihstufe. Das Gabelgeweih (Fig. 2).

Nach dem Abwerfen des Spießgeweihes beginnt sofort die Entwicklung neuer Kolben, welche sich alsbald seitlich abflachen und gabelig teilen. Indem nun beide Teile fortwachsen, bilden sie eine Gabel, deren Winkel entgegengesetzt der Meinung RÖRIGS (10) nicht etwa 90 Grad, sondern in der Regel kleiner als ein rechter ist. Der Stirnzapfen mit dem ihm unmittelbar aufsitzenden Geweihteil bildet gewissermaßen den Stiel der Gabel, dessen Verlängerung den Gabelwinkel halbiert. Während nun die vordere Gabelzinke nur langsam fortwächst, nimmt die hintere zusehends an Länge und Dicke zu, so daß sie über die erstere bald die Überhand erlangt und zusammen mit dem hypofurcalen Teil zur sogenannten Stange wird, wogegen die vordere, die nunmehr gleichsam aus der Stange herausgewachsen zu sein scheint, zur ersten Sprosse (I)[1] wird, welche »Augsprosse« heißt. RÖRIG (10) bezeichnet sie im Gegensatz zur allgemein herrschenden Meinung als »Abwehrsprosse«, da sie zur Abwehr der gegnerischen gegen den Kopf gerichteten Stöße im Brunftkampfe dient. Die mächtigere Stange aber, mit welcher die Stöße ausgeteilt werden, bezeichnet er als »Kampfsprosse«. Diese verläuft in einem schwachen Bogen etwa bis zur Mitte nach außen und biegt sich dann wieder nach innen, so daß sie jetzt, wie auch in den späteren Entwicklungsstufen gleich den Spießen einen Bogen bildet. Dieser Bogen scheint eine funktionelle Anpassung an die Kampfart zu sein. Da in der Mehrzahl der Fälle die Stöße bald nach der einen, bald nach der andern Richtung mit der entsprechenden Geweihstange erfolgen dürften, so ist es klar, daß dabei der Kopf einen Bogen beschreibt, als dessen Fortsetzung die Stange erscheint. Der Gegendruck pflanzt sich nun durch die Achse der Stange fort, weswegen diese nicht so leicht brechen kann. Erfahrungsgemäß brechen auch die geraden Zinken einer Gabel viel leichter als gebogene, denn wir

[1] Die eingeklammerten Zeichen beziehen sich auf die Figuren.

gebrauchen eine solche in ähnlicher Weise wie der Hirsch sein Geweih und das Rind sein Gehörn. Andrerseits scheint die gebogene Stange auch als Schutzorgan für den Kopf gegen die von der Seite gegen denselben gerichteten Stöße zu sein. Hoffmann (6) entscheidet diese Frage nicht, indem er (S. 18) sagt: »Ebenso offen dürfte die Frage sein, ob die allgemeine Krümmung der Stangen nach innen die Ausgleichung jener Divergenz bezwecken soll und dann kompensatorische Krümmung ist oder auf Anpassung beruht. Auffallend ist, daß bei nur einseitiger Entwicklung des Geweihes die betreffende Stange meist gerade ist«. Dem möchte ich erwidern, daß dies durchaus nicht immer der Fall ist und wenn doch, dann glaube ich, geschieht es aus Gleichgewichtsrücksichten. Bei der Annahme der funktionellen Anpassung als wirksames Moment für die seitliche Divergenz der Stangen kann man hierfür nicht dieselben Ursachen annehmen, wie für die knieförmige Biegung nach rückwärts, welche infolge der Dichotomie auftritt, wie dies Hoffmann (6) anzunehmen geneigt ist, der sagt: »Ob dieses Gesetz auch von Einfluß darauf ist, daß die beiden Stangen des Geweihes, einschließlich des Rosenstocks überhaupt divergieren, d. h. nicht parallel nebeneinander emporwachsen, wage ich nicht zu entscheiden.«

Die Rose, jener runzelige, wulstige Basalteil des Geweihes, welche als Schutzorgan für die den Stirnzapfen umgebende Haut beim sogenannten Abfegen, d. i. dem gewaltsamen Abstreifen der nach dem Ausreifen des Geweihes hinfällig gewordenen haarigen Haut desselben (Bast) dienen mag, ist bei dieser Geweihstufe bereits wohlentwickelt.

Die Augsprosse ist beim Gabelgeweih infolge des geringen Winkels mit der Stange schief nach aufwärts gerichtet und von nicht beträchtlicher Länge. In den späteren Entwicklungsstufen wird sie immer länger und dicker und, indem sie sich immer mehr gegen den Stirnzapfen senkt, bildet sie bei gleichzeitig auch stärkerer Entwicklung der Rose einen immer größeren Winkel mit der nach rückwärts geknickten Stange. Daß dies nicht ohne Einfluß auf die typische Ausbildung der Geweihe geblieben ist, soll weiter unten bei der Besprechung der Eissprosse erörtert werden. Die Augsprosse kann abnormer Weise fehlen, doch sind mir solche Fälle aus der Bukowina bis jetzt nicht bekannt. In solchen Fällen läßt sie Spuren ihrer Anwesenheit verschiedener Art zurück. Hingegen besitze ich selbst ein Geweih (Fig. 3), an dessen rechter Stange die Augsprosse sehr unentwickelt ist. Sie ist etwa $1^1/_2$ cm lang. Dies

ist eine große Seltenheit, denn die Augsprosse ist wohl die typischeste und beständigste Sprosse am Geweih des Edelhirsches. Häufiger als schwach ausgebildet ist sie besonders stark oder lang. Dabei ist sie immer zweckmäßig eingerichtet. Nur selten zeigt sie eine unzweckmäßige Form. So besitze ich eine abgeworfene Stange vom ersten Kronentypus vom kleinen sogenannten Gebirgshirsch, deren Augsprosse (Fig. 5) eine fast rechtwinklige Krümmung nach aufwärts bildet. In dieser Form kann sie zu den hyperplastischen Bildungen gezählt werden. An einem andern zurückgesetzten achtendigen Geweih vom 1. Kronentypus sind die Augsprossen sogar sichelförmig gegen die Stange zu gebogen. Ja sogar gegabelt kann sie sein. Dies ist aber der Fall an Geweihen sehr alter Hirsche, und ist die Erscheinung auf eine starke Individualpotenz zurückzuführen (Hyperplasie). An den berühmten Geweihen der Moritzburg (in Sachsen) ist dies nicht selten zu beobachten. Ja sogar doppelte Gabelungen der Augsprossen können an diesen Geweihen bewundert werden, so z. B. an dem Geweih vom dritten oder vierten Kronentypus mit ungerad zweiunddreißig Enden (dem regelrechten Sechzehn- bis Achzehnender entsprechend), welches im Speisesaale an der rechten Seite in der untersten Reihe zwischen dem linken und mittleren Fenster hängt. Dieses Geweih von unbekannter Herkunft stammt von einem sehr alten Hirsch früherer Jahrhunderte und hat ein Gewicht von über 14 kg.

Eine als atavistisch anerkannte Erscheinung ist die, daß die Augsprosse an Geweihen älterer Hirsche mit der Stange statt eines stumpfen, einen spitzen Winkel bildet und verhältnismäßig hoch angesetzt ist. Als besondere Seltenheit mag hier das Geweih eines im vergangenen Sommer in Kloster-Putna geschossenen Gabelhirsches vorgeführt werden, welches, in Fig. 2 dargestellt, durch die Liebenswürdigkeit des dortigen Forstverwalters Herrn Leo Jirku in meinen Besitz gelangt ist. Ein Blick auf dieses Geweih genügt, um die auffallende Ähnlichkeit desselben mit dem Geweih von *Dicrocerus elegans* Lart., welches von Rörig (10) nach dem im großherzoglichen Naturalienkabinett in Darmstadt befindlichen Originalexemplar dargestellt worden ist und das aus den obermiozänen Ablagerungen von Sansan in Frankreich stammt. Als besondere Seltenheit ist an dem hier dargestellten Exemplar der überaus hohe Ansatz der Augsprossen zu erkennen. Diese machen fast den Eindruck, als ob es Mittelsprossen wären, allein dies ist unter allen Umständen ausgeschlossen, da das Geweih im ganzen klein ist, die

Stirnzapfen schlank und dünn und die Rosen noch sehr schwach entwickelt sind. Hinzu kommt noch, daß gar keine Anzeichen dafür an den Stangen sind, welche für ein eventuelles Wegfallen der Augsprossen sprechen könnten: die Stangen sind vollkommen abgerundet und zeigen erst in der Höhe des Sprossenansatzes die Knickung nach rückwärts. Auch in Bezug auf die Größenverhältnisse herrscht zwischen diesen beiden Geweihen eine gewisse Ähnlichkeit:

	Maße des	
	fossilen Geweihes von *Dicrocerus elegans* nach Rörig	in Fig. 2 dargestellten rezenten Geweihes von *Cervus vulgaris*[1]
Länge des Stirnzapfens vom Augenhöhlenrande bis zur Rose	65 mm	80 mm
Dieselbe an der Innenseite	40 »	50 »
Umfang des Stirnzapfens in der Mitte seiner Länge	87 »	55 »
Entfernung der inneren Ränder der Stirnzapfen	42 »	50 »
Entfernung der äußeren Ränder der Rosen	110 »	113 »
Umfang der Rose	185 »	100 »
Länge der Vordersprosse von der Rose ab	150 »	210 »
Umfang der Vordersprossen in der Mitte ihrer Länge, rechts	67 »	48 »
links	70 »	50 »
Entfernung der distalen Enden der beiden Vordersprossen	190 »	280 »
Entfernung zwischen den distalen Enden der Vordersprossen und denen der hinteren Sprossen	ca. 120 »	130 »
Entfernung der distalen Enden der hinteren Sprossen	250 »	330 »

Die Entfernung der Gabelbucht von der Rose beträgt an diesem rezenten Geweih 140 mm.

Das Gabelgeweih der rezenten Hirsche ist eine Wiederholung der miozänen Gabelgeweihe von *Dicrocerus furcatus* Hens. und wohl auch von *D. elegans* Lart. Unter den rezenten Hirschen findet sich das Gabelgeweih wohl auch unter mancherlei Modifikationen als höchste Entwicklungsstufe bei *Furcifer* und *Cervulus*. Abgeworfen wird das Gabelgeweih nach Rörig (10) etwa Mitte Mai, wenn der Hirsch noch nicht volle drei Jahre alt ist.

[1] Ich gebrauche für den Edelhirsch die Bezeichnung *C. vulgaris*, weil mir die übliche lateinisch-griechische Bezeichnung *C. elaphus*, ich möchte sagen, lächerlich erscheint.

4. Geweihstufe. Das Zweigabelgeweih (Fig. 3).

Nach dem Abwerfen des Gabelgeweihes beginnt sofort die Entwicklung eines neuen Geweihes. Indem sich die Stirnzapfen etwas verdicken und deswegen scheinbar, sowie infolge wiederholter Nekrose beim Abwerfen wirklich kürzer werden, entwickelt sich die Rose bedeutend stärker und hebt sich vom Stirnzapfen einerseits und von der Stange andrerseits besser ab. Die Augsprosse entwickelt sich in nunmehr unbedeutender Höhe von der Rose und bildet mit der Stange einen rechten oder stumpfen, mitunter aber auch einen spitzen Winkel. Die nach rückwärts geknickte Stange wendet sich in einem schwachen Bogen nach vorn, flacht sich seitlich ab und entwickelt eine zweite Gabel, an welcher sich derselbe Prozeß abspielt, wie wir ihn bei der Bildung der Augsprosse kennen gelernt haben. Auch hier bildet die Stange den Stil der Gabel, dessen gedachte Fortsetzung den Gabelwinkel ungefähr halbiert, wie dies von HOFFMANN (6) schematisch dargestellt worden ist. Während die vordere Gabelsprosse in schwachem Bogen nach oben verläuft und im Wachstum allmählich zurückbleibt, bildet die hintere nach rückwärts einen Bogen, der sich alsbald wieder nach vorn wendet, und wächst energisch fort, so daß sie bald in Bezug auf ihre Dicke und Länge über die erstere die Oberhand gewinnt; sie wird zur Fortsetzung der Stange. Also sehen wir, daß sich in diesem Entwicklungsstadium die Stange durch eine Knickung an der Augsprosse und eine zweite an der zweiten, welche Mittelsprosse (II) heißt, auszeichnet. Durch die Wendung der zwei bogenförmigen Stangenteile nach vorn soll die durch die Knickungen verloren gegangene allgemeine Richtung der Stange wieder hergestellt werden. Die zweite Sprosse aber, welche durch die soeben beschriebene zweite gabelige Teilung entsteht, heißt Mittelsprosse, weil sie normalerweise oder für gewöhnlich in der Mitte der Stange auftritt. Allein dies findet durchaus nicht immer statt, namentlich an unregelmäßig gebauten Geweihen. Aber auch an sonst regelmäßigen kann sie in bezug auf den Ansatz, auf die Richtung und wohl auch auf die Form und Ausbildung verschiedene Variationen aufweisen. So kann sie verhältnismäßig sehr nahe der Augsprosse oder sehr nahe der Spitze angesetzt sein. Mitunter ist ihre Richtung nicht nach vorn sondern nach der Außenseite, wodurch das Geweih ein etwas eigentümliches Aussehen erhält. Wie wir aus dem Folgenden ersehen werden, sind diese Anomalien nicht ohne Einfluß auf die Geweihe. Am

merkwürdigsten ist wohl die anomale Form der gegabelten Mittelsprosse, welche normalerweise einfach ist. An den Geweihen sehr alter Hirsche, namentlich an solchen mit komplizierter Kronenbildung, ist gewöhnlich auch die Mittelsprosse von dieser Überproduktion betroffen und erscheint einfach oder doppelt, ja mehrfach gegabelt, und kann sogar nach Art gewisser Kronenbildungen fächerförmig verbreitet mit gezacktem Rand sein. Als klassisches Beispiel hierfür kann man wohl das weltberühmte Geweih der Moritzburg vom zweiten Kronentypus (also dem normalen Vierzehnender entsprechend) mit ungerad sechsundsechzig Enden mit tellerförmigen gezackten Kronen ansehen. Von den monströsen fächerförmigen Mittelsprossen liegt die rechte handförmig der Stange an und zeigt an ihrem Rande 9 Zacken, die linke, mehr muldenförmig, ist von der Stange mehr entfernt und trägt am Rande 4 große und mehrere kleine Zacken.

Im ganzen sind die Sprossen und wohl auch die Stange bei dieser Geweihstufe recht schlank gehalten (siehe auch Fig. 3).

Diese Stufe ist nach Rörig (10) in der Individualentwicklung des Rothirschgeweihes eine Wiederholung der Geweihe der pliozänen Hirsche *Cervus pardinensis* Croix. et Job., *C. cylindrocerus* Brav., und erreicht ihre höchste Vollendung an den Geweihen der rezenten Genera *Axis*, *Hyelaphus* und *Rusa*, während dies beim *C. vulgaris* noch lange nicht der Fall ist. Denn nach dem Abwerfen dieses Geweihes, was gewöhnlich in der Mitte des Monats April geschieht, wenn der Hirsch ein Alter von 3 Jahren und etwa 10 Monaten hat, setzt derselbe ein weiter entwickeltes Geweih auf.

5. Geweihstufe. Das Dreigabelgeweih.

Die höhere Entwicklung dieses Geweihtypus bekundet sich durch mehrere Veränderungen in bezug auf den vorbenannten Typus. Die Stirnzapfen verdicken sich, die Rose wird größer, die Stange dicker, länger und reicher an Perlen. Auch die Sprossen verhalten sich ähnlich. Die Augsprosse zweigt schon recht nahe der Rose von der Stange ab und bildet mit der letzteren einen größeren Winkel. Die wichtigste Veränderung ist aber die, daß sich das distale Stangenende wieder gabelt, wodurch, wie Rörig (10) sagt, die Kampfsprosse noch um eine Etage höher rückt. Die Stange zeigt somit eine dritte Knickung nach rückwärts, entwickelt sich jedoch gegenüber der distalen Sprosse nicht in so bedeutendem Maße als dies gegenüber der Aug- und Mittelsprosse der Fall ist, so daß die

Stange eigentlich mehr oder weniger mit einer einfachen Gabel, deren hintere Sprosse (das Stangenende) in der Regel länger und dicker ist, endigt. Die sogenannte distale »Scherengabel« entsteht nach Hoffmann (6, S. 38) dadurch, daß »sich die Spitze der Hauptstange beim Achter sehr scharf nach innen wendet, so daß das vordere Gabelende dadurch eine Ablenkung nach außen erfährt und die Gabel von vorn gesehen einer offenen Schere gleicht«. Hoffmann erwähnt diesen Fall, um zu zeigen, daß diese Wendung der Gabel nicht wie bei andern rezenten Hirschen durch Drehung der Stangen stattgefunden habe[1].

Diese Geweihstufe ist in phylogenetischer Beziehung die Wiederholung der Oberpliozänen Hirsche *Cervus issiodorensis* Cr. et. Job. und *C. Perrieri* Cr. (siehe Rörig). Von den heute lebenden Hirschen erreicht diese Geweihstufe als höchste Entwicklung der japanesische *Cervus sika* Temm.

Mit 4 Jahren und etwa 9 Monaten, somit etwa Mitte März wird dieses Geweih vom *C. vulgaris* abgeworfen, worauf sofort das Geweih der nächsten Stufe sich zu entwickeln beginnt.

6. Geweihstufe. Das Viergabel- oder Eissprossengeweih.

Die Entwicklung dieser Geweihstufe zeigt alle bereits bei den vorhergehenden Stufen erwähnten Merkmale nur noch in bedeutenderem Maße und mit der Merkwürdigkeit, daß sich das distale Stangenende nicht gabelt. Namentlich entwickelt sich die Augsprosse besonders stark und, indem sich ihre Ansatzstelle noch mehr der Rose

[1] Es mag hier erwähnt werden, daß Hoffmann in seiner interessanten Arbeit alle die komplizierten Geweihbildungen der rezenten Hirsche auf die regelmäßigen Typen des Rothirsches (*C. vulgaris*) zurückführt und die seitlich oder rückwärts gestellten Sprossen durch Drehung der Stangen, welche durch den Verlauf der Gefäßfurchen erkannt werden kann, entstanden zu sein erklärt. Hierdurch hat er auf unserm Gebiete wohl einen bedeutenden Fortschritt getan. Denn vom allein richtigen Standpunkt bei der Beurteilung und Klassifikation organischer Formen — mithin auch der Geweihe —, vom genetischen Prinzip ausgehend, unterwirft er die verschiedenen Geweihe der jetzt lebenden Hirsche einer vergleichenden Betrachtung und findet, daß sie sich alle auf einen allgemeinen Haupttypus zurückführen lassen, welcher durch das Geweih unsres *C. vulgaris* gegeben ist. Er hat seiner Arbeit auch eine konsequent durchgeführte schematische Darstellung (mit beigefügten farbigen Zeichnungen) der an den Stangen nachgewiesenen Drehungen beigefügt. Wenn diese noch einige fragliche Lücken aufweist, so ist dies nur sehr natürlich und alteriert das sonst richtig erkannte Prinzip nicht.

nähert, als dies in den bisherigen Stufen der Fall war, senkt sie sich ihrer Länge nach gegen die Stirn, wodurch sich der Winkel, den sie mit der Stange bildet, bedeutend vergrößert. Rechnet man noch hinzu, daß sich auch die Stange neben der Verdickung noch verlängert, wodurch die Mittelsprosse relativ höher zu stehen kommt, so ergibt sich zwischen den Ansatzstellen der Aug- und Mittelsprosse einerseits sowie noch mehr zwischen den distalen Enden dieser Sprossen andrerseits eine recht große Entfernung, wodurch nicht nur die Stange, sondern auch und zwar ganz besonders die Augsprosse im Brunftkampfe exponiert und gefährdet erscheint, namentlich durch ihre starke Ablenkung nach abwärts. Diesem Übelstande wird jedoch begegnet durch eine Gabelung der Stange zwischen Aug- und Mittelsprosse, wodurch die sogenannte »Eissprosse« (V) entsteht.

Wie andre Forscher, so widmet auch Rörig (10) der Eissprosse zu wiederholten Malen eine besondere Aufmerksamkeit. Ihre Anwesenheit erklärt er als eine Folge der Tendenz einer Verstärkung der Aug- oder Abwehrsprosse. Diese sei im historischen Entwicklungsgange der Geweihe eine spätere Erwerbung, welche auch deshalb erst im späteren Lebensalter des Individuums auftritt. Sie muß aber nicht unbedingt auftreten, da sie öfters, auch ohne daß etwa ein krankhafter Zustand die Ursache davon wäre, fehlt. Letzteres illustriert Rörig (10) durch Aufzählung zahlreicher Beobachtungen, aus welchen hervorgeht, daß sie in der Mehrzahl der Fälle vorhanden ist, was jeder, der Gelegenheit gehabt hat recht viele Geweihe zu beobachten, bestätigen wird.

Nichtsdestoweniger variiert sie in dieser Beziehung unter den bisher betrachteten Sprossen am meisten.

Auch Variationen andrer Art sind an der Eissprosse zu beobachten. So zählt Rörig (10) Fälle mit Verdoppelung derselben auf. Sie kann auch, wenn auch selten, gegabelt sein; so an dem in der rechten Fensterecke des Speisesaales der Moritzburg hängenden abgeworfenen Geweih[1] mit ungerad zweiunddreißig

[1] Dieses Geweih zeigt übrigens eine Anomalie in dem Ansatze der Mittelsprosse, von der doppelten Becherkrone abzusehen. Meyer (8, Taf. XXI) sagt in der Beschreibung dieses Geweihes unter andern auch folgendes: »Die rechte Mittelsprosse legt sich der Krone nahe an, die linke Mittelsprosse ist zweizackig mit sehr breiter Basis, dagegen fehlt die linke Eissprosse.« Bei der Beurteilung dieser Verhältnisse dürfte sich Meyer offenbar geirrt haben. Denn es ist nicht anzunehmen, daß an einem Geweih, an dessen rechter Stange die Mittelsprosse sich nahe der Krone anlegt, dieselbe

Enden nebst den zwei von Rörig (10) aufgezählten Fällen aus dem Jahre 1893, die jedoch von Tiergarten-Hirschen stammen. In bezug auf die Ansatzstelle kann die Eissprosse geradezu als überaus variabel angesehen werden, indem sie alle möglichen Stellungen und Richtungen zwischen der Aug- und Mittelsprosse annehmen kann. Bei sehr starkem Gabelwinkel zwischen Augsprosse und Stange erscheint sie gewöhnlich in der Gabelbucht und nimmt mehr oder weniger die Richtung des Stirnzapfens an (Fig. 4 und Textfigur), dadurch gleichsam die Tendenz bekundend das ursprüngliche Spießgeweih wieder herzustellen. Nicht selten steht sie etwa im untern Drittel der Entfernung zwischen Aug- und Mittelsprosse und bildet dann mit der Stange einen größeren Winkel als im ersten Falle. Seltener steht sie in der Mitte des erwähnten Abstandes und wohl äußerst selten (siehe Rörig [10] III, S. 129) in nächster Nähe der Mittelsprosse. In diesen letzteren Fällen ist sie auch fast immer senkrecht zur Stange orientiert, so daß mit ihrem höheren Steigen der spitze Winkel mit der Stange bis zu einem rechten wächst. In den beiden extremen Fällen ihres Ansatzes macht sie nicht den Eindruck einer Gabelbildung mit der Stange, sondern verhält sich so, als wenn sie aus der Stange herausgewachsen wäre, was sehr für ihre Beurteilung als Sprosse von sekundärem Charakter, oder als eine unwesentliche zufällige Erscheinung, welche aber allerdings habituell geworden ist, spricht, worüber im weiteren noch die Rede sein wird. Endlich variiert sie auch in Hinsicht ihrer Länge. Sie kann durch Hyperplasie länger werden als die Augsprosse, wie man dies an den Geweihen der Moritzburg nicht selten beobachten kann. Andrerseits aber erscheint sie oft kurz und unansehnlich und kann so herabgehen bis zu einer bloßen Erhebung an der Stange, oder bloß durch eine scharfe Kante angedeutet sein, oder aber sie kommt überhaupt nicht zur Entwicklung. Letzteres ist der Fall,

---

Sprosse an der linken Stange bis zur Ansatzhöhe der rechten Eissprosse hinabrückt, während anders sich doch in der überaus mächtigen Krone der linken Stange ein Äquivalent der rechten Mittelsprosse vorfindet, das jedoch vom Grunde aus mit zwei mächtigen Gabelprossen einen Becher bildet und also an der Kronenbildung Anteil nimmt. Dem entsprechend erscheint auch die gegabelte Eissprosse der linken Stange mächtiger entwickelt als die rechte. Im übrigen haben auch die andern von demselben Hirsch abgeworfenen, in der Moritzburg aufbewahrten Geweihe, wie dieses, recht hoch angesetzte Eissprossen und anderseits gegabelte Mittelsprossen, welche bis in die Nähe der Krone emporrücken. Daraus geht hervor, daß die in Rede stehende Sprosse als Eissprosse und nicht als Mittelsprosse anzusehen sei.

insoweit ich Geweihe mit Eissprossen aus eigner Anschauung kenne (etwa 600 beobachtete Fälle), bei Geweihen, an welchen die Augsprosse keinen großen (recht über 90°) Winkel mit der Stange bildet, oder aber wenn die Mittelsprosse verhältnismäßig recht tief angesetzt ist (siehe Figg. 6, 10), aber auch dort, wo die Augsprosse nicht besonders in die Länge entwickelt ist (Figg. 6, 10). Sie kann aber trotz der tiefen Lage der Mittelsprosse, jedoch bei starker Entwicklung der Augsprosse oder aber bei seitlich abstehender Mittelsprosse auftreten.

Wie die andern bisher betrachteten Sprossen, die ebenfalls durch Gabelung entstanden sind, eine gleichzeitige Umformung der Stange mit sich bringen, so verhält es sich auch mit der Eissprosse. Hoffmann (6) ist der erste, der diese Erscheinung ausgesprochen, um nicht zu sagen, zuerst erkannt hat. Indem er nachweist, daß Blasius (3) und Altum (1) den Knick in der Stange gegenüber der Augsprosse wohl gekannt, nicht aber als allgemeines Gesetz gegenüber allen primären Sprossen, d. h. derjenigen, welche sich an die Stange ansetzen, sowie auch bei den sekundären Abzweigungen, erkannt haben, sagt er (S. 17), »daß das Einknicken der Stange und das Hervorsprossen eines Endes an derselben Stelle, nicht ein zufälliges Zusammentreffen beider Erscheinungen, auch das Hervorkommen eines Endes nicht die Folge der Entstehung der Sprosse ist, beide Erscheinungen also in einem innigen ursächlichen Zusammenhange stehen«. Demzufolge bringt auch die Aug- und Eissprosse eine Veränderung der Stange mit sich. Diese Veränderung besteht nicht immer in einer ausgesprochenen Knickung der Stange, sondern oft auch nur darin, daß der Stangenteil zwischen Aug- und Mittelsprosse, welcher häufig, wie bereits oben gesagt wurde, relativ kurz ist, nicht jenen aus kompensatorischen Rücksichen charakteristischen Bogen bildet, sondern in gerader Richtung verläuft. Dies ist deutlich an solchen Geweihen zu beobachten, an welchen die Eissprosse entweder durch eine unbedeutende Erhebung (Fig. 10), oder bloß durch eine scharfe Kante (Fig. 6) oder aber auch gar nicht zum Vorschein tritt (Fig. 5). Ja sogar an solchen Geweihen ist die durch die Eissprosse verursachte Veränderung der Stange zu erkennen, bei denen dieselbe als Fortsetzung der Stirnzapfenachse also im Scheitel des Winkels zwischen der Augsprosse und der Stange auftritt. Die nach rückwärts geknickte Stange verläuft anfangs geradeaus und bildet erst in der Nähe der Mittelsprosse den Bogen (Fig. 4).

Diese in bezug auf die Eissprosse verhältnismäßig nur geringe

Veränderung der Stange steht, meiner Meinung nach, im Zusammenhang mit dem späten Auftreten und der von Hoffmann ausgesprochenen in der Regel nur geringen Entwicklung der Eissprosse, wie nicht minder mit dem niederen Ansatze derselben oder dem kurzen Intervall zwischen Aug- und Mittelsprosse.

Faßt man das über die Eissprosse Gesagte kurz zusammen, so ergibt sich Folgendes: Die große Entfernung zwischen der Aug- und der Mittelsprosse, sowie die Biegung der ersteren gegen die Stirn zu hat sekundär die Bildung der Eissprosse bedingt. Letztere fehlt unter allen Sprossen am häufigsten und ist in bezug auf die Ansatzstelle, sowie in bezug auf die Richtung ihres Verlaufs am meisten variabel. Ebenso verhält es sich auch mit der durch die Eissprosse bedingten Veränderung der Stange. Aus diesen Tatsachen geht aber hervor, daß sie eine spätere, jedoch ursprünglich vielleicht zufällige Erwerbung ist, welche, weil zweckmäßig (als Verstärkung der Augsprosse), habituell wurde. Sie ist eine unwesentliche oder akzessorische Sprosse, welche jedoch die Bedeutung der primären wesentlichen Sprossen erlangt hat, denn an manchen Geweihen der 4. Stufe ist sie oft und sogar nur an einer Stange ohne Veränderung der letzteren vorhanden[1]. Als akzessorische Sprosse wäre sie auch noch aus dem Grunde anzusehen, weil sie vornehmlich wegen ihrer großen Variabilität, nicht wesentlich zur typischen Form des Geweihes beiträgt.

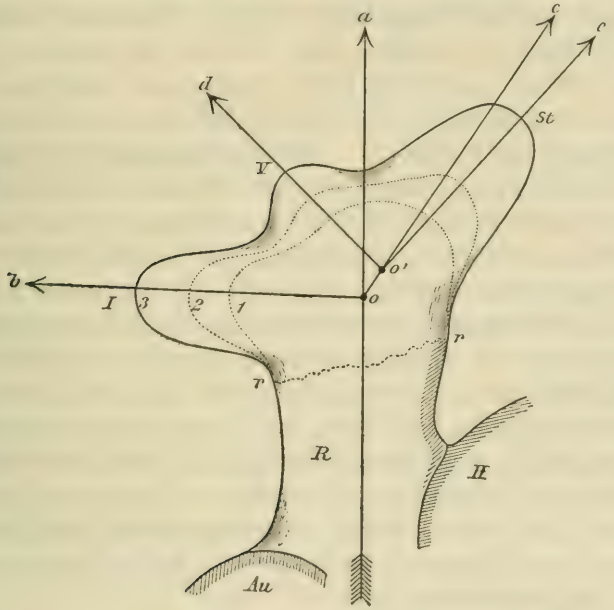
Auf Grundlage des hier über die Eissprosse Gesagten sind wir nun nicht nur vollkommen berechtigt, sondern sogar genötigt, die Eissprosse, auch wenn sie nicht deutlich zur Entwicklung gelangt ist, von dieser Stufe an als anwesend zu betrachten. Daher muß Blaisus (3) Recht gegeben werden, welcher meint, daß die Eissprosse von dieser Stufe an durch alle weiteren Stufen, auch wenn sie nicht deutlich entwickelt sei, gezählt, also als anwesend erachtet werden müsse. Er sagt über sie (S. 446) Folgendes: »Da sie vom Zehner an, bei dem sie zuerst auftritt, in den meisten Fällen vorkommt, so gehört sie offenbar in die Norm der Reihe und darf beim Zählen nicht vernachlässigt werden.« Dies spricht er aus, nachdem er vorher über sie folgendes gesagt hat: »Eine Änderung der Hauptstange ist mit ihr nicht verbunden: eine Andeutung, daß sie für die Entwicklungsreihe des Ganzen« — darunter dürfte wohl der

[1] Ich selbst besitze ein derartiges Geweih von einem selbstgeschossenen Hirsch.

Formtypus des Geweihes gemeint sein — »nicht von unbedingter Bedeutung ist.« Wenn nun trotzdem Blasius sie mitzuzählen vorschlägt, um wieviel mehr sind wir dazu genötigt, nachdem wir zur Einsicht gekommen sind, daß sie eine Veränderung der Stange mit sich bringt, ja letzteres sogar dann eintritt, wenn die Eissprosse nicht deutlich erkennbar ist. In solange wir bei der Beurteilung organischer Formen — und mithin auch der Geweihe — an dem genetischen Prinzip festhalten — und dies ist das allein maßgebende — müssen wir die Eissprosse bei allen höheren Geweihformen als es die fünfte Stufe oder das achtendige Dreigabelgeweih ist, welches sich außer den drei Gabeln durch die gleichmäßige Krümmung der Stange zwischen Aug- und Mittelsprosse kundgibt, als anwesend erachten, ob sie nun tatsächlich entwickelt ist oder nicht. Daher ist es nicht zutreffend, wenn Rörig und gleich ihm auch die älteren Forscher diese Geweihstufe als in zweifacher Weise erfolgend erklären: entweder durch die Entwicklung der Eissprosse bei unveränderter distaler Gabel und somit durch Verdoppelung der Aug- oder Wehrsprosse, oder aber durch »Gabelung der Kampfsprosse in der Bucht der Endgabel«. Wenn dieses letztere eintritt, dann handelt es sich bloß um ein Überspringen dieser Stufe, was auch bei andern Stufen vorkommt, worüber im weiteren des nähern die Rede sein wird.

Es mag hier schließlich noch etwas über die erste Anlage der Eissprosse und die Veränderungen, welche mit dieser Hand in Hand gehen, mitgeteilt werden. Da sie eine spätere Erwerbung ist, so tritt sie auch relativ spät in der Stufenfolge der Geweihbildung zum Vorschein. Hat aber der Hirsch dieses Stadium erreicht, dann geschieht die erste Anlage der Eissprosse, trotzdem sie die fünfte Geweihsprosse in der Stufenfolge der Geweihentwicklung ist, unmittelbar nach der durch Gabelung des Stirnzapfenkolbens bewirkten Anlage der Augsprosse — dies gilt natürlich auch für alle folgenden Geweihstufen. — Sie bewirkt ebenso wie die Augsprosse eine Veränderung (Knickung) der Stange, da auch sie durch Gabelung derselben entsteht, woraus hervorgeht, daß sie zur Kategorie der wesentlichen Sprossen gehört. Aber wenn sie auch nicht ausgebildet wird, so bekundet die Stange dennoch die Tendenz unmittelbar nach der Bildung der Augsprosse sich zu gabeln, was durch einen Knick oder auch durch einen geraden, statt gleich anfangs bogenförmigen Verlauf derselben erwiesen wird, wie dies schon oben gesagt worden ist. Am besten kann uns über diese Verhältnisse die hier beigefügte Textfigur belehren. Dieselbe stellt eine auf die

Hälfte reduzierte vollkommen naturgetreue Umrißzeichnung der Geweihanlage eines am 3. Juni d. J. im Franztaler Forstbezirk (in der Nähe von Czernowitz) vom Forstassistenten Herrn Böhm erlegten mittelstarken Edelhirsches, dessen Schädeldecke im zoologischen Institut der h. o. Universität aufbewahrt ist, dar. Aus der Stärke der Stirnzapfen, dem tiefen Ansatz der Augsprossen und wohl auch aus



Auf ½ reduzierte nach der Natur aufgenommene Umrißzeichnung der linken Hälfte eines im Wachstum begriffenen Geweihes des Edelhirsches mit beginnender Augsprossen- (*I*), Eissprossen- (*V*) und Stangenbildung (*St*). Die punktierten Linien *1*, *2* stellen frühere Entwicklungsstadien dar. Der Pfeil *o a* deutet die Achse des Stirnzapfens (*R*) und ursprüngliche Richtung der Stange, *o b* die Achse der Augsprosse, *o c* die Achse der durch die Gabelung in *o* abgelenkten Stange, *o o'* das schematische Stangenintervall zwischen Aug- und der durch die zweite Gabelung in *o'* entstehenden Eissprosse, *o' d* die Achse dieser, *o' e* die Achse der durch die zweite Gabelung zum zweitenmal abgelenkten Stange an. *r r* die nur sehr schwach entwickelte Rose. *Au* Auge. *H* Hinterhaupt.

der Stärke des Hirsches ließ sich annehmen, daß derselbe schon eine Krone getragen hat oder wenigstens in diesem Jahre eine entwickelt hätte. In dieser Figur stellt die äußere ausgezogene Linie (3) den Umriß des eben erreichten Entwicklungsstadiums des Geweihes dar, in welchem die sich entwickelnde Eissprosse eben deutlich zum Vorschein tritt. Zwei frühere Entwicklungsstadien sollen durch die punktierten Linien (2 und 1) gekennzeichnet sein. Ohne Zweifel hat vor kurzem

das sich entwickelnde Kolbengeweih so ausgesehen, wie es diese punktierten Linien andeuten. Dies wird jeder zugeben, der Gelegenheit gehabt hat, wachsende Geweihe zu beobachten. Der Pfeil *a* deutet die Achse des Stirnzapfens an, *o b* die Achse der Augsprosse (*I*), *o c* die erste durch die Gabelung verursachte Ablenkung der Stange (*St*) von ihrer ursprünglichen mit der Stirnzapfenachse (*oa*) zusammenfallenden Richtung auf dem durch die Linie 1 angedeuteten früheren Entwicklungsstadium. Durch stärkeres Wachstum der Stange und die bald eingeleitete zweite Bifurkation behufs Bildung der Eissprosse erreichte das Geweih das Stadium, welches durch die zweite punktierte Linie 2 angedeutet sein mag. Diese zweite Gabelung bewirkte eine zweite Ablenkung der Stange nach der Richtung des Pfeiles *e*. Der Ausgangspunkt der durch die Zinken dieser zweiten Gabel gedachten Achsen kann begreiflicherweise nicht mit dem der ersten Gabel (*o*) entsprechenden zusammenfallen, sondern erscheint gegen diesen, da die Eissprosse (*V*) sehr nahe der Augsprosse angelegt ist, nur wenig entfernt (*o'*). Würde die Eissprosse von der Augsprosse weiter entfernt angelegt worden sein, wie dies gewöhnlich der Fall ist, dann stünde auch *o'* von *o* weiter ab. *o o'* stellt daher das Stangenintervall zwischen der Aug- und Eissprosse im Schema dar, denn durch das Geweih selbst kommt dieses infolge des allmählichen Überganges der einen Sprosse in die andre nicht deutlich zur Anschauung. Durch dieses Achsenschema ist nun auch in diesem schwierigsten Fall die zweifache Knickung der Stange durch die Bildung der Aug- und Eissprosse erwiesen.

Die Entwicklung dieser Geweihstufe beginnt nach Rörig (10) Mitte März und ist Mitte Juni beendet. Abgeworfen wird das Geweih um die Mitte des Monats März, wenn der Hirsch 5 Jahre und etwa 8 Monate alt geworden ist. In der phylogenetischen Reihenfolge der Geweihentwicklung ist meines Wissens kein fossiler Hirsch bekannt, der den Typus der in Rede stehenden Geweihform als höchste Entwicklungsstufe erlangt hätte, und ebenso gibt es unter den rezenten Hirschen keinen, bei dem diese Stufe, in ähnlicher Weise, wie dies bei den bisherigen Stufen der Fall war, als höchste Form vorhanden wäre. Im Diluvium kommen wohl Eissprossengeweihe mit der charakteristischen Kronenbildung vor, diese aber gehören wohl zu derselben Cervidenart, welche auch heute noch die Zierde unsrer Wälder ist, dem *C. vulgaris* an.

Mit dieser Geweihstufe ist die Entwicklungsreihe der einfachen

Geweihformen vollendet. Dies ist aber noch keinesfalls die vollständige Entwicklungsreihe der Geweihe des Edelhirsches, denn derselbe erlangt seine Vollkraft noch nicht auf dieser Stufe, sondern erst nach dem Überschreiten derselben, von welcher Zeit an er ein am distalen Ende wesentlich verschiedenes, ein in typischer Weise abgeändertes, komplizierteres Geweih erlangt. Daher tritt von nun ab jede Veränderung und Weiterentwicklung des Geweihes mit dem zunehmenden Alter des Hirsches auch nur am distalen Stangenende auf, wodurch die verschiedenen Kronenbildungen entstehen.

B. Das Kronengeweih.

Wie soeben angedeutet wurde, kennzeichnet sich dieses durch allmähliche Veränderungen in der distalen Gabel (III, IV), durch die Bildung der sogenannten Krone, wodurch typische Formen anderer Art geschaffen werden. Unter der Geweihkrone versteht man nach der von Nitsche (9) gegebenen Definition »die Vereinigung von drei oder mehr Enden an der Spitze der Stangenachse, die bei dem ganz normal gebildeten Rothirschgeweih erst bei der Stufe des Hirsches von 12 Enden oder Zwölfers auftritt, und dann jederseits noch von Aug-, Eis- und Mittelsprosse begleitet ist.«

Die phylogenetischen Betrachtungen Rörigs (10) haben ergeben, daß die Geweihformen der rezenten Hirsche der alten Welt als die letzten Glieder mehrerer langen Entwicklungsreihen von Geweihformen anzusehen sind. Dementsprechend, will ich meinen, muß auch die Krone des rezenten Edelhirsches aus derartigen Entwicklungsreihen hervorgegangen sein. Seit dem Ende der Pliozänzeit machte sich an den Geweihen der Cerviden einerseits die Tendenz komplizierte Gabeln zu bilden, andrerseits die Tendenz der Schaufelbildung geltend. Dies führte schließlich zu hyperplastischen Bildungen, welche Erscheinung der Tendenz, das Geweih an seine Funktion anzupassen, direkt entgegenwirkte. Da nun derartige Geweihe ihren Trägern mehr Nachteile als Vorteile boten, so trat auch schließlich eine natürliche Reaktion dagegen ein, die Hirsche starben aus und an deren Stelle traten Hirsche mit einfacheren Geweihformen auf, darunter auch insbesondere der Edelhirsch (*Cervus vulgaris*). Die überaus mächtige Schaufelbildung wich der Form mit zylindrischem Querschnitt, namentlich in den untern Teilen des Geweihes — wie sich übrigens die Schaufelbildung am meisten auf das distale Ende erstreckte, — und ebenso trat die wiederholte Gabelbildung in den

untern Partien des Geweihes zurück. Die oberen aber behielten diese Tendenz noch in gewissem Grade. Aus der Vereinigung beider aber geht am distalen Ende des Geweihes ein Gebilde, das aus mehreren Gabeln, verbunden mit gleichzeitiger Abflachung von Stangenteilen beziehungsweise Verflachungen zwischen den Gabelbuchten besteht, die Krone hervor. Diese besteht seltener lediglich aus Gabeln ohne gleichzeitige Abflachungen, und wenn dies auch der Fall ist, dann ist es wohl sehr selten an beiden Stangen zu sehen. Oft zeigt die eine Krone Gabeln und Stangenteile von kreisförmigem Querschnitt, die andre aber Verflachungen, welche namentlich dann zum Vorschein treten, wenn die Gabelzinken ohne einen besondern Stiel der Stange aufsitzen (Fig. 6). Hierher gehören die sogenannten Schaufel-, Hand-, Becher-Kronen der Jäger. Mich dünkt, als ob das sogenannte Zurücksetzen, worauf weiter unten näher eingegangen werden soll, verbunden mit einer Vereinfachung oder gar Nichtausbildung der Krone zur Zeit immer mehr Überhand in der Entwicklung der Geweihe nimmt, was ich als Fortsetzung des erwähnten Reaktionsganges ansehen möchte. Denn, betrachtet man Geweihe aus neuerer und älterer Zeit, so ist es unverkennbar, daß die Geweihe aus früheren Jahrhunderten im allgemeinen mächtigere Kronenbildungen aufweisen als dies heutzutage der Fall ist (Moritzburger Sammlung). Man kann hier kaum einwenden, daß die Ursache hiervon das Fortschreiten der menschlichen Kultur oder die Folge des allmählichen Abschusses der besonders schöne Kronengeweihe tragenden Hirsche sei, wiewohl auch diese im Verein mit dem Umstande, daß die starken Hirsche mit einfacherem Geweih infolge des leichteren Gebrauches desselben als Waffe im Brunftkampfe über ihre Gegner mit schweren Geweihen obsiegten und daher ihre Eigenschaften auf die Nachkommen vererbten, geschehen sein mag und wohl noch geschieht. Denn namentlich im Karpathengebirge und speziell auch in der Bukowina, wo es ja noch heutzutage Urwälder gibt, oder stellenweise solche noch vor sehr kurzer Zeit gegeben hat, in denen die Hirsche, so zu sagen, ungestört sich entwickeln können, ist die Erscheinung des Zurücksetzens, d. i. der regressiven Entwicklung eine sehr gewöhnliche.

Außer den schon erwähnten Becher-, Schaufel-Kronen usw. zeigen die Kronen der Geweihe, wie dies ja allgemein bekannt ist, die allerverschiedensten, bald mehr bald weniger regelmäßigen, zumeist aber unregelmäßigen Formen. So kam es denn, daß für die nähere Bezeichnung der Kronen lediglich auf äußere und zwar zufällige Formen

Rücksicht genommen wurde und auch noch wird. Dies mag wohl Blasius (3) Veranlassung gegeben haben, die Geweihe des Hirsches einer vergleichenden Betrachtung zu unterwerfen, und, indem er dies tat, ergab sich ihm das, was sich auch jedem ergeben muß, wenn er Naturprodukte nicht nach zufälligen äußeren Erscheinungen beurteilen will, sondern der bemüht ist in den einzelnen, wenn auch individuell verschiedenen Formen, eine gewisse ideale Grundform, den Formtypus zu finden, wie man dies ja auch sonst tut[1]. So läßt sich denn in der Tat an jedem Kronengeweih (Ausnahmen sind nur sehr selten und zwar wo es sich um gar abnorme Fälle handelt) ein gewisser Idealtypus erkennen. Dieser ist eine Folgeerscheinung des Bildungsgesetzes der Geweihe, welches auch natürlich in der Krone zur Geltung kommt.

Wollen wir beobachtet haben, daß sich das Geweih des Rothirsches in der Ausbildung der Krone durch das Zurücksetzen immer mehr vereinfacht, so muß es etwas befremden, wenn Hoffmann (6, S. 37) bei der Betrachtung des Rothirschgeweihes als Kronengeweih über dasselbe folgendes sagt: »Nichtsdestoweniger müssen wir in dem Geweih unsres Rothirsches dennoch das vollkommenste Gebilde dieser Art erkennen, weil es, verglichen mit allen andern Geweihen, die größte Einfachheit im Aufbau, mit der höchsten Formvollendung und der größten Zweckmäßigkeit verbindet. Gerade die Krone, dieser kraftvolle Abschluß des Geweihes ist es, der dem Ganzen das Gepräge des Vollendeten gibt. Befähigen die unteren Endenpaare den Rothirsch, seinen Gegner gegebenen Falles sofort zu töten, so besitzt er in der Krone eine Schutzwaffe ohnegleichen. Nicht mit den Augsprossen, auch nicht mit den Mittelsprossen werden die mit horizontal ausgelegtem Geweih geführten Angriffsstöße des Gegners aufgefangen, sondern jedesmal mit der Krone. Daß sich aber eine solche besser dazu eignet, als eine einfache Gabel oder eine Reihe hintereinander stehender Sprossen wie beim Wapiti, liegt auf der Hand.«

Wie außerordentlich ich es bedauere, bisher noch keine Gelegenheit gehabt zu haben, zwei kämpfende Hirsche zu beobachten, so daß ich dieser Sache nicht aus eigner Anschauung das Wort reden kann, so kann ich trotzdem der Meinung Hoffmanns nicht beipflichten,

[1] Wenn die Bemerkung gestattet ist, so erlaube ich mir darauf hinzuweisen, daß z. B. ein Buschmann und ein Kaukasier trotz ihrer Verschiedenheit in der äußeren Erscheinung recht wohl in die ideale Menschengestalt (den Menschentypus) hineinpassen.

sondern bin vielmehr aus verschiedenen Gründen, welche Rörig (10) über die Kampfweise der Hirsche ins Feld führt, von der Anschauung des letzteren überzeugt. In seiner ersten Mitteilung, welche ein Jahr vor der Arbeit Hoffmanns erschien, teilt Rörig (10, I, S. 542) folgendes mit: »Betrachten wir nämlich bei rezenten Cerviden die Art des Kampfes untereinander und die Art des Gebrauchs, die von dem Geweih in solchen Fällen gemacht wird, dann kommen wir zu ganz andern Resultaten als die Verfasser[1] gewisser ‚maßgebender Lehrbücher', welche meinen, die Augsprosse sei es, mit welcher der Kampf ausgefochten werde, während die übrigen Geweihteile lediglich als ‚Parierstangen' der Abwehr dienten.

In Wirklichkeit ist das Gegenteil der Fall: mit den Augsprossen werden die nach dem Kopf gezielten Stöße des Gegners abgewehrt und mit der Spitze des übrigen Geweihteiles werden die Stöße ausgeteilt. Es kann nicht zweifelhaft sein, daß diese Kampfmethode schon bei miozänen Hirschen die übliche gewesen ist. Denn die relativ stärkere Entwicklung der hinteren Gabelsprosse spricht zu deutlich dafür. Und in diesem vermehrten Gebrauch dieser hinteren Gabelsprosse im Gegensatz zur vorderen konnte sich die Tendenz zur Verstärkung und Verlängerung dieser hinteren Sprosse, die ich deshalb ‚Kampfsprosse' nenne, zu einer dauernden entwickeln." Ich habe diese beiden Ansichten (Hoffmanns und Rörigs) wörtlich zitiert, um sie nebeneinander zu stellen und gleichzeitig die Gründe für die Auffassung Rörigs hervortreten zu lassen, während Hoffmann für seine Meinung dergleichen nicht vorführen kann und

---

[1] Hier dürften wohl nebst andern Ernst und Raoul v. Dombrowski gemeint sein, welche in ihren Lehrbüchern natürlich auch die Krone behandeln. Es mag erwähnt werden, daß R. v. Dombrowski in einem seiner Lehrbücher die Kronenbildung, wie sie von Blasius (3) skizziert worden ist, gänzlich verwirft. Hierbei wird das genetische Moment und die darauf basierende typische Form der Krone ignoriert und in ganz andrer Weise negiert, als dies etwa Nitsche (9, S. 7) tut, dessen diesbezügliche Ansicht im weiteren noch besprochen werden wird. Denn während Nitsche sagt: »Die verschiedenen Abänderungen in der Stellung der Kronenenden haben ihren Ausdruck in verschiedenen speziellen Weidmannsausdrücken gefunden, wie Becherkrone, Schaufelkrone usw. Eine weitere Bedeutung haben sie für die wissenschaftliche Nomenklatur nicht«, werden von R. v. Dombrowski bei gänzlicher Verwerfung der Blasiusschen Typen gerade diese rein zufälligen Formen in das Dogmenbuch mit viel Nachdruck erwähnt. Die natürliche Folge hiervon ist aber, daß die angehenden Weidmänner sich die Möglichkeit einer wissenschaftlichen Beurteilung gar nicht aneignen können. Oder sind vielleicht die wissenschaftlichen Errungenschaften für die Weidmänner kein Bedürfnis?

es auch nicht tut, indem er sie als unmittelbar klar erachtet, was jedoch nicht der Fall ist.

Die Geweihkrone entsteht zunächst durch nacheinander erfolgende Gabelung der distalen Gabelenden sowie im weiteren durch fortgesetzte Gabelung der rückwärtigen distalen Gabelsprosse usw., so zwar, daß wir in der Krone unumgänglich normale primäre Gabeln, analog jenen, die wir beim einfachen Geweih kennen gelernt haben, und normale sekundäre Gabeln zu unterscheiden haben. Die Bildung der letzteren ist jedoch nicht mehr jenen des einfachen Geweihes homolog, sondern ihre Sprossen liegen in einer zu jener gleichmäßig gekrümmten Ebene, in der die primären Gabeln liegen, senkrechten Ebene, so daß, wenn wir die Krone mit dem einfachen Geweih vergleichen, diese denselben Bildungstypus zeigt, nur mit dem Unterschiede, daß hier nicht wie beim einfachen Geweih, solitäre Sprossen in Etagen übereinander zu liegen kommen, sondern es folgen über- respektive hintereinander Gabeln und Sprossen beziehungsweise Gabeln und Gabeln.

Wenn wir nun an dem einfachen Geweih nacheinander zur Ausbildung gelangende Formtypen unterschieden haben, so müssen wir dies folgerichtig, konsequenterweise auch an der Krone, beziehungsweise an dem Kronengeweih tun. Deswegen erachte ich die von Blasius festgestellte Entwicklungsreihe der Kronentypen für durchaus zutreffend, wenn auch die höheren Stufen derselben zu den Seltenheiten gehören. Auch Nitsche (9, S. 7) und Rörig (10, III, S. 88) stehen im Prinzip dieser Auffassung nicht fern.

Was schließlich die akzessorischen Sprossen, welche an der Krone zur Ausbildung gelangen, betrifft, so gilt für dieselben das, was über die nämlichen Bildungen in der allgemeinen Betrachtung des einfachen Geweihes gesagt wurde.

7. Geweihstufe. Erster Kronentypus (Fig. 4, 5).

Nach dem Abwerfen des Geweihes der vorhergehenden Stufe beginnt sofort die Entwicklung eines neuen Geweihes. Die Veränderungen, welche bei der Entwicklung der einzelnen Stufen des einfachen Geweihes vor sich gehen, treten auch an dem Geweih dieser sowie auch aller folgenden Stufen nur noch in stärkerem Maße auf. Diese betreffen die Verdickung und Verkürzung des Stirnzapfens, sowie ein teilweises Neigen desselben nach vorn, die Vergrößerung der Rose, die stärkere Neigung der

Augsprosse gegen die Stirn, die Zunahme und Verlängerung dieser sowohl wie auch aller übrigen Sprossen des Geweihes, welche bisher schon entwickelt waren, schließlich die Zunahme der Stange an Dicke und Länge und endlich die Perlen, welche sowohl an der Stange, als auch an den Sprossen dichter und größer werden. Die typische Veränderung des Geweihes auf dieser Stufe aber tritt in der Endgabel auf, indem sich die vordere oder eigentliche Sprosse derselben gabelt, die hintere Sprosse oder eigentlich das nach rückwärts und medianwärts geknickte Stangenende aber bloß verdickt und verlängert und sich dabei wohl auch medianwärts krümmt. Die Gabelung der vorderen Sprosse erfolgt jedoch so, daß die durch die beiden Zinken derselben gelegte Ebene senkrecht zur gleichmäßig gekrümmten Ebene, in der die primären Sprossen liegen, liegt (Figg. 4, 5, III_{ie}). Diese sekundäre Gabelung kann entweder unmittelbar in der primären Gabelbucht, also an der Basis der primären Sprosse (III), oder aber weiter von dieser entfernt, in welch letzterem Falle diese sekundäre Gabel die primäre Sprosse (III) zum Stiel hat, auftreten. Die Zinken dieser Gabel sind daher als sekundäre Sprossen anzusehen und nicht etwa als akzessorische Bildungen, gleich andern namentlich an der Krone auftretenden Sprossen, da sie durch ihr typisches Auftreten dem Geweih eine ebensolche Form geben.

Die Krone also, welche aus einer nach vorn gerichteten Gabel und einer nach hinten gewendeten Sprosse besteht, ist die Charakteristik dieser Geweihstufe. Sie verleiht dem Geweih eine ganz bestimmte typische Form. Ein Musterbeispiel dafür ist das in Fig. 4 wiedergegebene Geweih. Sind die sekundären Sprossen nicht gleichartig ausgebildet oder irgendwie verzehrt usw., dann können die verschiedensten Spezialformen resultieren (z. B. die Schaufelkrone in Fig. 5), was aber den Idealtypus nicht alteriert, sondern bloß eine zufällige Erscheinung ist, bedingt durch individuelle Variation, wenn es sich sonst nicht um eine Abnormität handelt.

Insofern die Morphologie der einzelnen Geweihstufen nach einem einheitlichen Prinzip beurteilt werden soll, kann ich mich der Auffassung Rörigs (10) nicht anschließen, welcher, wie bei der vorigen, so bei dieser und auch bei der folgenden Stufe, zwei parallel verlaufende Bildungsreihen unterscheidet, wobei die Anwesenheit oder Nichtausbildung der Eissprosse eine Rolle spielt. Man ersieht daraus, daß Rörig die Geweihe nach der Anzahl der Enden und zwar der wirklich ausgebildeten Enden beurteilt, wie dies auch alle seine

Vorgänger getan haben. Nur Blasius und mit ihm E. v. Dombrowski und Nitsche sowie teilweise Hoffmann sind von der Überzeugung durchdrungen, daß eigentlich die Form der Stange usw. und nicht die Zahl der Enden von Bedeutung für die Klassifikation der Geweihe seien. Nichtsdestoweniger lassen sie in Wirklichkeit dennoch die Anzahl der Enden mehr in den Vordergrund treten, gleichsam als sei es nicht möglich, anders als nach der Endenzahl die Geweihe zu taxieren. Doch darauf wird weiter näher eingegangen werden.

Eine Reaktion, möchte ich sagen, gegen die von Blasius aufgestellte Typenreihe der Geweihkronen findet sich unter den streng wissenschaftlichen Bearbeitern dieses Gegenstandes in Nitsche (9) verkörpert, indem er »die typische Entwicklungsform des Rothirschgeweihes als bereits vom Zwölfender erreicht« wähnt. Unter dem »Zwölfender« ist wohl unsre erste Kronengeweihstufe gemeint. Er anerkennt also hierdurch dennoch bis zu einem gewissen Grade die Formtypenreihe von Blasius, wie dies übrigens auch aus andern Stellen, wo er über die zoologische und weidmännische Beurteilung der Geweihe spricht, hervorgeht.

Dieses Geweih ist nach Rörig (10) um die Mitte des Monats Juni vollkommen entwickelt, um welche Zeit es gefegt wird. Bei uns fegen die meisten Hirsche erst im August. Der Abwurf desselben erfolgt in einem Alter von etwa 6 Jahren und 7 Monaten. Dies ist die zweite Hälfte des Februar.

8. Geweihstufe. Zweiter Kronentypus (Fig. 6, 11).

Unter den bei der vorhergehenden Stufe skizzierten Modalitäten beginnt die Entwicklung einer neuen Geweihform. Hierbei fällt das Schwergewicht, wie auch dort, auf die Ausgestaltung der Krone. Die Ausbildung dieser erfolgt in der Weise, daß sich auch die hintere Sprosse der distalen Gabel, d. h. das eigentliche Stangenende, gabelt und zwar in derselben Weise, wie sich die vordere Gabelsprosse bei der Bildung der ersten Krone gegabelt hat. Demnach liegt auch die durch die neuen sekundären Gabelenden gelegte Ebene normal zur gleichmäßig gekrümmten Ebene, in der die primären Sprossen des Geweihes liegen. Natürlich können in dieser Krone außer den schon bei der vorhergehenden Stufe erwähnten Komplikationen und Abänderungen, auch durch die neue hintere Gabel bedingte weitere Veränderungen Platz greifen. So kann die Gabelung an der Basis der primären Gabel erfolgen (Fig. 6, linke Stange), oder

es gelangt die eine oder die andre sekundäre Sprosse nicht oder nur teilweise zur Entwicklung, wobei doch immer wenigstens eine scharfe Kante vorhanden ist, welche die nicht entwickelte Sprosse anzeigt und dadurch den Entwicklungsdrang und somit auch den Formtypus bekundet. Trotzdem kann es und zwar nicht selten vorkommen, daß sich die vordere primäre Sprosse gar nicht gabelt, sondern nur die hintere. In diesem Falle ist aber die vordere Sprosse doch wenigstens besonders stark, namentlich an der Basis recht dick, der Abstand zwischen ihr und der hinteren sekundären Gabel abgeflacht. Häufig ist damit auch ein teilweises Hinunterrücken dieser Sprosse, d. i. gegen die Mittelsprosse hin, verbunden. Übrigens kann dies mitunter dieselbe Sprosse, auch wenn sie die sekundäre Gabel trägt, tun. Für eine derart hinuntergerückte Sprosse haben die Franzosen nach Nitsche (9) eine spezielle Bezeichnung trouchure, welche früher englisch sur-royal antler genannt wurde. Ein beiläufiges Beispiel für eine derartige Sprosse wäre die erste Kronengabel (III) der linken Stange des in Fig. 8 dargestellten Geweihes. Daß die genannten Abweichungen, speziell die zuerst genannte, an dem Typus der Krone nichts ändern, ersieht man wohl aufs deutlichste aus der Fig. 6, linke Stange: Erstens sitzen die vorderen Kronensprossen (III_{1c}) direkt der Stange an, wodurch ihr Gabelstiel reduziert erscheint, die Krone aber zur Becherkrone wird, da hierbei gleichzeitig der Teil zwischen der vorderen und der allerdings wegen der nur schwach entwickelten äußeren Sprosse unvollkommenen hinteren Gabel verbreitert und napfartig eingesenkt ist, und zweitens tritt dieser Fall an der linken Krone desselben Geweihes zum Vorschein, an dessen rechter Stange die zweite Kronenstufe oder der zweite Kronentypus in geradezu idealer Weise entwickelt ist. Denn wir sehen diese aus zwei hintereinander gestellten sekundären Gabeln gebildet, welche deutlich zeigen, daß sie durch gabelige Teilung der primären distalen Endgabel des Geweihes entstanden sind. Die durch sie gelegten Ebenen sind zueinander parallel und stehen zur Ebene, in der die primären Sprossen der Stange gedacht werden, senkrecht. Die hintere sekundäre Gabel steht auch etwas höher als die vordere, wie dies alles dem Idealtypus auch tatsächlich entspricht. Wenn aber Abweichungen von der eigentlichen Form schon an einem und demselben Geweih stattfinden — und dies ist durchaus nichts seltenes —, um wie viel mehr ist es an Geweihen verschiedener Hirsche zu gewärtigen, wie es auch tatsächlich der Fall ist. Dies beruht auf der individuellen Variation, wodurch dieselbe Erscheinung zutage

tritt, welche wir auch sonst an Individuen derselben Art beobachten. Sie entsprechen alle einem gewissen Idealtypus — der an einzelnen Individuen wohl auch verwirklicht sein kann, — trotzdem sie einander nicht vollkommen gleichen. Diese Erscheinung können wir an allen gleichen Organen verschiedener und an den paarigen derselben Individuen beobachten, mithin auch an den Geweihen des Hirsches.

Nitsche und mit ihm auch andre anerkennen diese Geweihstufe nicht mehr als normale Ausbildung, trotzdem der genannte Forscher aus der von Blasius aufgestellten Entwicklungsreihe der Kronen die erste Stufe als typische Form anerkennt und trotzdem gerade der zweite Kronentypus fast in jeder Sammlung am meisten zu beobachten ist. Die Ursache hiervon scheint mir die zu sein, daß er sich trotz der für die Beurteilung der Geweihe gewissermaßen anerkannten Tatsache, daß hierbei nach Blasius die »Form« am meisten zu sagen habe, von dem üblichen Abzählen der Enden nicht losmachen konnte. Wenn nun auch Rörig von dem üblichen Jägerbrauch des Abzählens der Enden befangen ist, was aus der von ihm gebrauchten Bezeichnungsweise der Geweihe zu ersehen ist, so hat er dennoch zufolge des von ihm erkannten Gesetzes der morphologischen Geweihentwicklung durch fortgesetzte Gabelbildung, einen Schritt weiter als Nitsche getan, indem er das Gabelgesetz in konsequenter und auch sehr natürlicher Weise auch auf die hintere primäre Gabelsprosse wirken läßt, wodurch auch diese in eine Gabel zerfällt, deren eine Zinke nach innen, d. i. gegen die Medianebene, die andre nach außen gerichtet ist, wie dies auch bei der vorderen oder ersten Kronengabel zutrifft. Daß er hierbei auch von der Blasiusschen Lehre beeinflußt ist, davon kann uns folgende Stelle (10, III, S. 88) überzeugen: »Der Aufbau des Geweihes von vierzehn Enden, kann zwar auf verschiedene Weise geschehen, es kann hier aber nur der Aufbau in Betracht kommen, wie er völlig normalerweise sich vollzieht: nämlich durch Gabelung der beiden Sprossen der Endgabel, verbunden mit Entwicklung der Eissprosse« . . . . . »und wenn wir ferner die Entwicklung der Eissprosse als eine normale Bildung schon bei Entwicklung des Geweihes von zehn Enden anerkennen, dann muß dies auch beim Geweih von zwölf und vierzehn Enden zulässig sein. Diese Gründe bestimmen mich, das Geweih von vierzehn Enden als die höchste Stufe normaler Geweihbildung beim Edelhirsch anzusehen.« Durch diesen letzteren Ausspruch bekundet Rörig, der in seiner Arbeit die

Geweihbildung nach jeder Richtung hin in ausgezeichneter Weise behandelt hat und der auf Grund der vergleichenden Betrachtung gefunden hat, daß nicht die Produktion von Enden, sondern die Art und Weise wie und wann die Enden entstehen usw. für die Klassifikation der Geweihe des Edelhirsches im besondern und der übrigen fossilen und rezenten Hirsche im allgemeinen maßgebend seien, daß er wenigstens einen Teil der von Blasius aufgestellten Entwicklungsreihe als den normalen Verhältnissen entsprechend anerkennt.

Der Aufbau dieser Geweihstufe beginnt nach Rörig gegen Ende Februar und ist Ende Juni beendet, und wird das Geweih in einem Alter des Hirsches von etwa $7^1/_2$ Jahren, also etwa Ende Februar abgeworfen.

9. Geweihstufe. Dritter Kronentypus (Fig. 7).

Nach dem Abwurf des Geweihes der vorgenannten Stufe erfolgt in bekannter Weise die Bildung eines frischen, sich noch stärker entwickelnden Geweihes. Der Hirsch steht in einem Alter von über $7^1/_2$ Jahren, über welches Rörig folgendes sagt: »Das ist ein Lebensalter, in welchem der Hirsch in den Vollbesitz seiner Kraft gelangt ist, dessen er sich noch in den nächsten fünf, sechs Jahren erfreuen kann.« Dies gilt bezüglich der Stärke und der Körperkraft des Hirsches und findet wohl sinngemäße Anwendung auch auf das Geweih. Gleichwohl ist es eine den Naturforschern sowohl wie nicht minder den Jägern sehr bekannte Tatsache, daß sich die Geweihe alter jedoch natürlich noch nicht hinfälliger Hirsche, die also noch im Vollbesitz ihrer Kraft stehen, durch besonderes Gewicht und Stärke, durch Verflachungen und große Endenzahl auszeichnen. Dies wäre jedoch nicht möglich, wenn sich nicht das Geweih, auch nach der Erlangung der Vollkraft des Hirsches, nach dem jedesmaligen Abwerfen immer weiter entwickeln würde. Daher muß man ohne weiteres zugeben, daß das Geweih als sekundärer Sexualcharakter und als Waffe nicht auf dem Standpunkte der Ausbildung stehen bleibt, welche es beim ersten Erreichen der Vollkraft seitens des Hirsches erlangt hat. Diese aber dauert noch weitere fünf bis sechs Jahre, daher das Geweih noch mehrere weitere Entwicklungsstufen erklimmen kann und dies auch wirklich tut[1]. Ja es will mich sogar

[1] Man bedenke noch, daß im Laufe der Entwicklungsperiode einzelne Geweihstufen übersprungen sein mochten, wodurch der Hirsch noch vor dem entsprechenden Alter in den Besitz eines Kronengeweihes gelangte und so schon bis zum Erreichen der vollen Körperkraft höhere Kronenstufen entwickeln konnte.

dünken, als ob das Geweih gerade in dieser Zeitperiode sich ganz besonders stark entwickelt. Wie mag nun aber diese Weiterentwicklung nebst der allgemeinen Zunahme an Stärke und Gewicht, so wie nicht selten auch an Endenzahl anders vor sich gehen, als in der uns bekannten bisher erfolgten Weise: Nachdem sich nun bei der Entwicklung der vorangehenden Stufe auch die zweite oder hintere Sprosse der distalen Stangengabel gegabelt hat, bleibt für eine fortschreitende Entwicklung der Waffe nichts andres übrig, als, in Befolgung des allgemeinen Bildungsgesetzes, die nochmalige Teilung des distalen Stangenendes, wodurch eine neue um eine Etage höher gerückte Primärgabel entsteht, deren vordere Zinke (IV) sekundär gegabelt ist. Durch diese zweite Primärgabelbildung in der Krone erfährt natürlich, wie dies Blasius sehr richtig erkannt hat, die Stange einen nochmaligen Knick nach rückwärts. So besteht nun dieser Kronentypus aus zwei hintereinander gestellten Sekundärgabeln und dem nach rückwärts von diesen gerichteten gegen die Mediane des Tieres gekrümmten Stangenende (VI). Sollte diese Bildungsart nun nicht eintreten, sondern das Geweih auf der vorherigen Stufe verbleiben, diese also wiederholen, dann handelt es sich um ein nicht pathologisches, sondern durch funktionelle Anpassung erworbenes »Zurücksetzen«, ähnlich wie dies auch auf eine niedrige Stufe erfolgen kann, worüber im weiteren ausführlicher die Rede sein wird. Daß aber das Zurücksetzen gerade auf dieser Stufe ganz besonders beginnen soll, was durch das relativ seltene Vorkommen von Kronengeweihen des in Rede stehenden 3. Typus seine Begründung findet, läßt sich dadurch leicht erklären, daß infolge der Entwicklung einer neuen nach rückwärts gerichteten Kronensprosse (VI), wozu sich noch häufig Gabelungen dritten Grades an den übrigen Kronenenden gesellen, der Schwerpunkt des Geweihes gar sehr in die Krone verlegt wird, wodurch dasselbe als Waffe schlechter zu gebrauchen ist. Deswegen tritt die schon oben erwähnte Reaktion gegen die Bildungstendenz (die regressive Entwicklung oder das Zurücksetzen) des Geweihes gerade auf dieser Stufe mit Nachdruck auf, welch letzterer noch größer bei den weiteren Stufen wird. Nichtsdestoweniger kommen Geweihe von diesem Typus sowohl bei den heute lebenden, als auch bei Hirschen des älteren Alluviums und wohl auch des Diluviums vor.

Aus der bisher erfolgten Entwicklungsreihe ist zu ersehen, daß je höher eine Geweihform steht, desto leichter und mehr Unregelmäßigkeiten und Komplikationen an demselben auftreten können.

Trotzdem sind durch das Entwicklungsgesetz bedingte Anzeichen vorhanden, die den jeweiligen Formtypus ohne welche Rücksicht auf die Zahl der Enden erkennen lassen. Derlei Abänderungen der verschiedensten Art, auf die hier nicht näher eingegangen werden soll, sind an dieser Stufe schon infolge der individuellen Variation, welche an dieser hohen Form begünstigt durch die erwähnte Reaktionstendenz nur noch gesteigert wird, eher Regel als Ausnahme. Durch dieselben wird der Typus teilweise, selten vollständig verwischt oder verborgen, namentlich aber die Zahl der Enden reduziert. Denkt man sich — was an Geweihen durchaus nicht selten zu beobachten ist — in Fig. 7 die Eissprosse und die zwei allerdings nur schwach ausgebildeten äußeren Sprossen der sekundären Kronengabel (III_{ε} und IV_{ι}) nicht entwickelt, dann würde die Stange 5 Enden zählen, und das Geweih nach dem Brauche der Jäger und auch wohl mancher Forscher als Zehnender angesprochen werden, wo es doch in Wirklichkeit dem Typus des regelrechten Sechzehnenders entspricht. Wie unrichtig und unhaltbar aber eine derartige Beurteilung ist, liegt offenbar auf der Hand. Doch darüber in einem weiteren Kapitel. Ich habe die Geweihstange (Fig. 7) hier abgebildet, weil sie subfossil ist, weil sie den reinen 3. Typus repräsentiert und noch aus weiteren Gründen. Sie stammt wohl von einem romänischen, also zum Karpathengebiet der Bukowina, gehörenden Hirsch. Sie wurde im Jahre 1868 vom damaligen stud. rerum nat. Herrn A. v. Baloşescul im Alluvialschotter des Pruthflusses in Lehuceni-Teutului (Bukowina) gefunden und dem zoolog. Institut der h. o. Universität geschenkt. Aus dieser Stange ist gleichzeitig zu ersehen, in welcher Weise Unregelmäßigkeiten der Krone durch Nichtausbildung von Kronensprossen namentlich der äußeren sekundären und insbesondere der vorderen eintreten können. Daß aber in der Regel die äußeren Sekundärsprossen nicht zur Ausbildung gelangen, liegt wohl in der erwähnten Reaktionstendenz und ist gleichwertig mit dem Zurücksetzen. Hierdurch mag dem Übergewicht der Stangen nach den Seiten hin entgegengesteuert werden, indem ein entgegengesetztes Verhalten, d. i. durch Ausbildung bloß der innern Sekundärsprossen ein leichteres Handhaben des Geweihes als Waffe ermöglicht wird.

Dieses Geweih dürfte im Monat Februar abgeworfen werden, zu einer Zeit, wenn der Hirsch etwa $8^1/_2$ Jahre zählt, nachdem es wohl im August abgefegt worden ist.

10. Geweihstufe. Vierter Kronentypus (Fig. 8, 10).

Im vorigen Kapitel habe ich versucht den Nachweis zu liefern, daß das Geweih mit dem Formtypus der 8. Stufe noch nicht die höchste Entwicklungsstufe erreicht hat, sondern daß es sich noch weiter entwickelt oder wenigstens sich entwickeln kann, welch letzteres auf Grund des Entwicklungsgesetzes nicht anders möglich ist, als durch abermalige Gabelung des distalen Stangenendes, wodurch die Stange in der Krone einen zweiten Knick erlangt, und die Krone somit aus zwei Gabeln und dem nach rückwärts gerichteten Stangenende besteht. Ist nun dieser Nachweis gelungen, dann muß man zugeben, daß die von Blasius aufgestellte Entwicklungsreihe zu Recht besteht. Dann muß man auch zugeben, daß sich nach dem Abwerfen des Geweihes der 9. Stufe ein neues bildet, bei welchem sich analog dem Vorgange bei der Bildung des 2. Kronentypus, die Hintersprosse derselben, d. i. das distale Stangenende (VI), gabelt. Dies trifft nun in der Tat zu, denn man hat nicht selten Gelegenheit, Geweihe von diesem Typus zu beobachten. Der reine oder ideale Typus dieser Krone besteht somit aus drei in immer höheren Etagen hintereinander stehenden untereinander parallelen Gabeln. Es ist nun selbstverständlich, daß mit der gesteigerten Komplikation der Geweihform auch um so bedeutendere und verschiedenartige Abänderungen stattfinden werden. Den Typus dieser Geweihstufe stellt die Fig. 8 dar. Allerdings nicht in reiner, sondern etwas abgeänderter (unregelmäßiger) Form. Das Geweih stammt von einem in den Vorbergen der Bukowinaer Karpathen in freier Wildbahn aufgewachsenen Hirsch, weshalb es sich unter durchaus natürlichen Verhältnissen entwickelt hat. Leider konnte mir Herr Oberforstrat Eckel, in dessen Besitze es sich befindet, über seinen Träger keine Angaben machen, da es im Walde von Lopuschna gefunden wurde. Beide Stangen dieses Geweihes sind schaufelförmig verflacht, weshalb die charakteristischen Knickungen verwischt worden sind. Daß dieses tatsächlich der Fall sein dürfte, entnehmen wir am besten aus dem Mangel des an jeder Stange sonst am meisten hervortretenden Knicks gegenüber der Mittelsprosse. An der linken Stange besteht die Krone aus drei hintereinander gestellten Gabeln. Die erste, welche die dritte primäre Sprosse des einfachen Geweihes (III), welche etwas hinuntergerückt ist, weshalb sie der erwähnten »trouchure« der französischen Jäger entspricht, ist nicht parallel mit den beiden darüber stehenden

Gabeln, jedoch auch nicht senkrecht zu diesen. Die zweite Gabel steht recht hoch, die dritte ziemlich normal. Trotzdem kann der Typus der aus drei hintereinander gestellten Gabeln bestehenden Krone deutlich erkannt werden. An der rechten Stange sind schon stärkere Abänderungen zu gewärtigen, welche den Typus zu verwischen wohl geeignet sind. Die Mittelsprosse (II_2) dieser Stange ist sehr stark und gabelig geteilt. Dies mag die Ursache sein, weshalb das der linken ersten Kronengabel entsprechende Äquivalent nicht ausgebildet ist, was aus dem Vergleich der korrespondirenden Ansatzhöhen der Sprossen erkannt werden kann. Die zweite Gabel ist normal. Die dritte, deren äußere Zinke ($VI_{\epsilon 2}$) gegabelt ist, ist der Richtung nach nicht vollkommen normal, da sie nicht nach rückwärts geneigt ist.

Ein andres recht typisches Geweih dieser Stufe befindet sich im Besitze des Herrn Forstverwalters Jirku in Putna und stammt von einem Hirsch aus Moldowitza. Die rechte Krone dieses Geweihes ist sehr typisch gebaut, doch ist die erste Gabel nicht ausgebildet, da die Sprosse III nicht gegabelt ist. Die linke Krone ist mehr unregelmäßig, doch läßt sich auch an ihr der Typus erkennen. Leider konnte ich bis jetzt keine Photographie dieses Geweihes erhalten. Im Jahre 1895 erlegte Graf Erbach einen 225 kg schweren Hirsch, dessen 9,15 kg schweres Geweih diesen Typus sehr rein verwirklichte, nur war je eine Kronensprosse gegabelt, weshalb es 20 Enden aufwies. Es ist im Schlosse Erbach aufbewahrt. Ähnliche Geweihe finden sich auch in den Baron Wassilkoschen Sammlungen.

Auch an den Geweihen der Moritzburg läßt sich oft dieser Typus erkennen, man muß nur von den nebensächlichen Bildungen, welche, wie auch die Schaufel, die äußere rechte Gabel dritten Grades sowie die gegabelte Mittelsprosse und die angedeutete zweite Eissprosse, zu den hyperplastischen Bildungen gehören, absehen. Allerdings darf man nicht außer acht lassen, daß die Geweihe der Moritzburg zumeist (noch v. Dombrowski) von Hirschen stammen, die nicht in freier Wildbahn aufgewachsen sind. Aus dem Gesagten geht hervor, daß dieser Typus möglich ist, wie er denn tatsächlich mitunter zur Ausbildung gelangt. In der Regel wird er entweder durch Unregelmäßigkeiten verschiedener Art, durch Hyperplasie und wohl am meisten durch das als Folgeerscheinung der bereits wiederholt genannten Reaktion gegen die übermäßige Entwicklungstendenz eintretende »Zurücksetzen«, verwischt. Als instruktives Beispiel für diesen letzteren

Fall mag das Geweih dienen, welches in Fig. 10 zur Darstellung gebracht ist, dessen nähere Beschreibung und Erklärung weiter unten, im Kapitel über die regressive Geweihbildung, folgen wird.

Das Geweih dieser Stufe mag im August, wenn der Hirsch etwa 9 oder 10 Jahre alt ist, gefegt und im Februar des nächsten Jahres abgeworfen werden. Was das in Fig. 10 dargestellte Geweih betrifft, so war es am 2. August zwar noch im Bast, stand aber schon unmittelbar vor dem Fegen. Übrigens war dessen Träger älter als dieser Geweihstufe entsprechend, was auch aus seiner besondern Stärke (204 kg) hervorgeht. Doch auch darüber im weiteren.

11. Geweihstufe. Fünfter Kronentypus (Fig. 9).

In der neuen Stufenfolge entwickelt sich das Geweih nur äußerst selten in normaler Weise, so zwar, daß ich diesen Typus noch an keinem Bukowinaer Hirschgeweih gesehen — wodurch natürlich nicht gesagt sein will, daß es keine gibt oder gegeben hat —, in den Wiener Sammlungen auch keine beobachtet habe und nur von den Geweihen der Moritzburg her kenne. Demzufolge konnte ich diesen Typus auch nur mit einem Repräsentanten der Moritzburger Sammlung illustrieren, und ich verdanke diese Möglichkeit der besonderen Liebenswürdigkeit des Herrn Hofrat A. B. Meyer, der mir gestattet hat, das in dessen Werk (8) auf Taf. IX wiedergegebene Geweih in verkleinerter Form darzustellen (Fig. 9). Dieser Typus entsteht durch Gabelung des distalen Stangenendes und ist somit durch die fünfte Gabelung der Stange, verbunden mit der gleichen Anzahl von Knickungen, welche in der Krone infolge des näheren Aneinanderrückens der sekundären Gabeln und somit wegen des Verkürzens der entsprechenden Stangenabschnitte nicht immer deutlich zu erkennen sind. Vielmehr bemerkt man in der Krone eine infolgedessen entstandene bogenförmige Krümmung der Stange nach rückwärts (Fig. 9, IV, VI, VII).

Es besteht mithin diese Kronenform typisch aus drei hintereinander in immer höheren Etagen stehenden Gabeln und einer solitären Sprosse dahinter, dem distalen Stangenende, wie dies schon von Blasius (3) erkannt worden ist. Besser und typischer als an der linken Stange des in Fig. 9 dargestellten Geweihes kann diese Form wohl nicht zum Ausdruck kommen. Die rechte Stange hingegen ist in der Krone hyperplastisch. Dennoch ist man leicht in der Lage, die Äquivalente der linken Krone aufzufinden und mithin denselben

Typus, wenn auch nicht dieselbe Form, festzustellen. Die äußeren Sprossen der zweiten und dritten, sowie die innere der dritten rechten Gabel sind wieder gegabelt. Durch diese akzessorischen Gabelsprossen wird jedoch der Typus nicht beeinträchtigt. Die äußere Sprosse der Vordergabel (III_{-e}) ist nur schwach angedeutet und recht hoch angesetzt, was ja keineswegs eine seltene Erscheinung ist.

Während ich nur diesen einen Fall eines typischen Kronengeweihes dieser Stufe kenne, scheint Blasius zwar mehrere, immerhin aber nur wenige gekannt zu haben. Daraus ersieht man, daß dieser Typus äußerst selten zur Entwicklung gelangt, woraus wieder ein Doppeltes folgt: Erstens ersieht man die Entwicklungsfähigkeit und Bildungstendenz in dieser Richtung [Beweis dessen, das tatsächliche Vorkommen], zweitens ist aus der großen Seltenheit dieses Formtypus zu ersehen, daß, während Hyperplasie, idividuelle Variation, jene erwähnte Reaktion gegen die Entwicklungstendenz usw. schon bei den früheren Geweih- und insbesondere den Kronenstufen sich geäußert und mit der höheren und komplizierten Form sich gesteigert haben, dieselben diese letzte Stufe am allermeisten und im größten Umfange treffen werden, wenn diese anders von dem einen und dem andern Hirsch überhaupt erreicht wird.

Was das genannte Geweih (Fig. 9) betrifft, so ist gerade dieses nach Meyer (8) eines der wenigen Geweihe der Moritzburg »über dessen Herkunft eine Notiz vorliegt«: »Anno 1654 ist dieser Hirsch bey Fraustatt in groß Pohlen geschossen und 1737 anhero nach Moritzburg gebracht worden.« Ob es nun von einem in einem Wildpark oder in freier Wildbahn aufgewachsenen Hirsch stammt, ist allerdings nicht gesagt und wohl auch nicht bekannt. Es ist aber ganz wohl möglich, daß es von einem freien Hirsch stammt. Das Gewicht desselben beträgt bei einer Stangenlänge von rechts: 0,950 m, links: 1,070 m, ca. 12 kg.

Ein Geweih von dieser Entwicklungsstufe mag Ende Juli oder Anfang August, wenn der Hirsch etwa über 10 Jahre alt ist, gefegt und mit etwa $10^1/_2$ Jahren, also Anfang Februar oder vielleicht auch schon im Jänner abgeworfen werden.

Ob sich nun jemals bei einem Hirsch ein Geweih von einem höheren Typus entwickelt hat, ist nicht bekannt, weshalb ich darauf nicht weiter eingehe, denn unsre Aufgabe ist es, die tatsächlich bestehenden Formen zu klassifizieren und nicht etwa neue zu konstruieren.

C. Die Hyperplasie.

Die vorstehend betrachtete Entwicklungsreihe der Geweihe ist so, wie sie völlig normalerweise vor sich geht, oder besser gesagt, vor sich gehen sollte. Allein dies ist nicht in der Regel, sondern, wie es ja allgemein bekannt ist, verhältnismäßig selten der Fall, indem einerseits nicht nur die Sprossenzahl in verschiedener Weise vermehrt, sondern auch gewisse Formtypen übersprungen werden, andrerseits hingegen die Zahl der Sprossen in den aufeinanderfolgenden Entwicklungsstufen vermindert und höhere Formtypen auf bereits vorhanden gewesene niedrigere zurückgesetzt werden können, wie dies bei der Besprechung der einzelnen Typen bereits angedeutet worden ist. Danach lassen sich die eben genannten, gewissermaßen in die Norm des individuellen Entwicklungsganges eingreifenden Abänderungen in zwei Kategorien scheiden, wobei von den diversen individuellen Variationen abgesehen werden soll.

Die Abänderungen der ersten Art sind, in so weit ich diese Verhältnisse beurteilen zu können glaube, zu den hyperplastischen Bildungen zu rechnen. Doch es dürfte wohl Not tun, zunächst den Begriff der Hyperplasie wenigstens einigermaßen zu fixieren. Ich glaube es nicht unterlassen zu dürfen, dasjenige, was Rörig (10), der neueste Forscher auf unserm Gebiete, in bezug auf diesen Punkt sagt, wörtlich anzuführen: »Wenn man in Betracht zieht, daß es unter typischen Geweihen auch solche gibt, welche sehr komplizierte Formen besitzen, dann wird man die Schwierigkeit nicht verkennen, den Begriff der Hyperplasie bei Geweihen zu definieren. Denn es sind eben nur komplizierte Geweihe, bei denen hyperplastische Bildungen sich geltend machen und die typische Form komplizierter Geweihe wird beinahe von einem jeden anders aufgefaßt. So wird nichts übrig bleiben, als es dem subjektiven Empfinden eines jeden zu überlassen, ob er im gegebenen Falle Hyperplasie gelten lassen will oder nicht. Nur wo Hyperplasie in drastischer Form auftritt, wird bei allen übereinstimmende Meinung herrschen.« Ferner sagt er: »Sie [1] geben sich zu erkennen in einer Überzahl von Sprossen. Wir haben das Geweih von 14 Enden beim Edelhirsch als das normalsprossige bezeichnet, und man müßte danach jedes Edelhirschgeweih von mehr als 14 Enden als ein hyperplastisches ansehen. Das tut niemand.«

[1] Die hyperplastischen Bildungen nämlich. E. B.

Daß man letzteres nicht tut, scheint mir ein Beweis dafür zu sein, daß die Beteiligten von einem gewissen inneren Gefühl nicht zugelassen werden, es zu tun, weil sie, meiner Auffassung nach, unwillkürlich unter dem Einfluß der Blasiusschen Lehre stehen, wenn sie sich auch gegen dieselbe aussprechen. Der Grund hiervon ist aber in dem Mangel der Erkenntnis des Bildungsgesetzes der Geweihe, welchen diese Lehre aufweist, zu suchen. Ferner geht aus den Ausführungen Rörigs hervor, daß er unter Hyperplasie mit Recht nicht nur vermehrte Endenzahl, sondern auch andre Erscheinungen versteht. Auf Grundlage dieser als hyperplastische Bildungen zu deutenden Erscheinungen muß der Begriff der Hyperplasie fixiert werden und dann wird es nicht mehr nötig sein, es »dem subjektiven Empfinden eines jeden zu überlassen«, ob es sich im gegebenen Falle um Hyperplasie handelt oder nicht. Um dies erzielen zu können, muß man von der wörtlichen Bedeutung der Hyperplasie ausgehen und nachsehen, für welche Bildungen diese Bezeichnung paßt. Tut man dies, so findet man, daß nicht nur die komplizierten Geweihe hyperplastische Bildungen sind, sondern daß sich solche auch an einfachen Geweihen geltend machen. So kann man das Geweih, welches die Fig. 1 darstellt, als hyperplastisch ansehen, da es sich durch bedeutendere Länge, als dies normalerweise oder durchschnittlich der Fall ist, auszeichnet. Aus demselben Grunde wird man auch die Augsprosse des in Fig. 5 wiedergegebenen Geweihes, ebenso wie auch die erwähnten sichelförmig gebogenen Augsprossen als hyperplastisch bezeichnen. Ferner wird man die Gabelung von normalerweise ungegabelten Sprossen ebenfalls als Hyperplasie ansehen (Fig. 8 II_2, VI_{e_2}, 9, IV_{e_2}, VI_{ie_2}), ebenso die schaufelartige Ausbildung von Stangen und Sprossen (Fig. 8), wie auch die Bildung von akzessorischen Sprossen, die spontan ohne Befolgung des Bifurkationsgesetzes entstehen (hierher die interfurkalen Sprossen, welche klein sind und gewöhnlich senkrecht zur Stange stehen, und die selteneren intrafurkalen Sprossen, die gleichsam eine Fortsetzung des Gabelstiels bilden), so wie auch die sonstigen nicht näher zu bezeichnenden akzessorischen Sprossen in den komplizierten Kronen. Schließlich gehört zu dieser Kategorie von Bildungen die mächtige Verdickung des Kronenteils vieler starker Geweihe z. B. Fig. 9 rechte Krone und auch die Verdoppelung von Sprossen (Fig. 8, —2V). Diese genannten Bildungen können — und dies ist wohl gewöhnlich der Fall — in verschiedenartiger Zusammensetzung an einem und demselben Geweih vor-

kommen (Fig. 8), übermäßige Länge der Sprossen, verbunden mit Gabelung von normal ungegabelten Sprossen und mit schaufelartiger Ausbildung von Stangen und einzelnen Sprossen und Fig. 9 aus ähnlichen Gründen.

Auch das sogenannte Überspringen (wenn z. B. ein Hirsch von 3—4 Jahren ein zehnendiges Geweih trägt) gehört hierher.

Auf Grund des Gesagten läßt sich nun feststellen, daß Hyperplasie alles dasjenige ist, was über die dem jeweiligen Typus entsprechende Form oder über ein gewisses Verhältnis von Stirnzapfen- und Stangendicke hinausgreift.

Schließlich können hierher noch gewisse Monstrositäten gerechnet werden, welche sich durch besonders starkes Verflachen von Stangen und Sprossen auszeichnen (gewisse Geweihe der Moritzburg).

D. Die regressive Geweihbildung.

Der Hyperplasie entgegengesetzt ist das Verhalten der regressiven Entwicklung, welcher Erscheinung ich bereits zu wiederholten Malen gedacht und die ich als Reaktion gegen die fortschreitende, eher zum Nachteil als zum Vorteil des Trägers dienende Entwicklungstendenz, erklärt habe. Natürlich ist hier die rein physiologische nicht aber die pathologische Erscheinung der regressiven Entwicklung oder des sogenannten Zurücksetzens gemeint. Man versteht darunter die Tatsache, daß das Geweih weniger Enden aufweist als es dem Alter seines Trägers entsprechen würde, oder als es bereits in früheren Jahren gehabt hat. Es braucht kaum erwähnt zu werden, daß auch das Wiederholen eines bereits entwickelt gewesenen Typus zur Erscheinung des Zurücksetzens gehört. Nitsche (9) erklärt das Zurücksetzen als senile Degeneration, indem er sagt: »Übrigens setzen die Hirsche durchaus nicht immer bloß infolge seniler Degeneration, sondern auch infolge von Verletzungen, z. B. von Anschüssen, zurück. Es sind dann »Kümmerer«. Danach würde das Zurücksetzen immer nur eine pathologische Erscheinung sein, was tatsächlich nicht der Fall ist. Auf Grund einer vergleichenden Betrachtung der ontogenetischen und der phylogenetischen Geweihentwicklung aber ergibt sich bei gesunden und noch in den besten Jahren stehenden Hirschen als Ursache des Zurücksetzens jene Reaktion, der bereits Erwähnung getan wurde. Die treffendsten Beispiele hierfür sind die Geweihe der sogenannten Spitzhornhirsche welche bloß Spieße, die aber allerdings mit dem Alter an Stärke

und Länge zunehmen, und der nicht gerade seltenen Schadhirsche oder Mörder mit einfachem Gabelgeweih, bestehend aus Augsprosse und Stange (Fig. 11). Häufig zeigen solche Geweihe ganz kleine Sprossen oder aber bloß Andeutungen derselben durch vorspringende Kanten an den betreffenden Stellen. An dem Geweih, welches in Fig. 11 dargestellt ist, ist aus den Dimensionen der Rose, des Stirnzapfens und der Stange zu entnehmen, daß es schon eine Krone hätte tragen sollen. Dementsprechend sollte auch die Eissprosse vorhanden sein. Ihr Auftreten ist nun in der Tat durch eine Kante mit einer korrespondierenden schwachen Knickung der Stange angedeutet. Die Mittelsprosse (0 II) ist nicht zu erkennen, jedoch durch den Knick der Stange nach rückwärts angedeutet. Die Vordersprosse der distalen Gabel (—III) ist angedeutet durch eine Kante und ebenso durch eine Kante die äußere Sekundärsprosse ($IV_{-\prime}$) der hinteren distalen Gabelsprosse (IV). Aus diesen Tatsachen ergibt sich, daß dieses Geweih, wenn auch nur 2 Enden tragend, dem 2. Kronentypus entspricht. Es mag noch nebenbei bemerkt sein, daß dieses Geweih auch noch geeignet ist, den Beweis zu erbringen, daß die Krone nicht zur Abwehr, sondern zum Angriff dient, wie dies auch von Rörig (10) behauptet wird. Denn der obere Teil der Stange ist nach vorn gerichtet. Freilich werden die Gegner dieser Anschauung meinen, daß diese Richtung bloß kompensatorischer Natur sei. Dem mag jedoch entgegnet werden, daß es doch allgemein bekannt ist, wie sehr das Schadhirschgeweih seinem Zwecke entspricht — als Beweis dessen diene der Name selbst.

In bezug auf das Zurücksetzen hat Blasius eine Norm aufgestellt, indem er sagt: »In dieser Beziehung bildet der Zehner eine auffallende Grenze. Ein Hirsch, der einmal eine Krone getragen hat, setzt nie weiter als auf den Normalzehner zurück.« Dieser Ansicht schließen sich auch R. und E. von Dombrowski an. Allein dies trifft, wenn auch vielleicht in der Mehrzahl der Fälle, so doch nicht immer zu. Ich habe schon zu wiederholten Malen Gelegenheit gehabt, Geweihe zu sehen, welche alle Merkmale von zurückgesetzten Geweihen trugen, aber nur 8 entwickelte Enden aufwiesen. Als schönstes Beispiel für einen derartigen Fall kann ich ein Geweih nennen, das sich im Besitze des Fostverwalters in Marginea, Herrn von Bazant, befindet. Es ist dies ein sehr starker Achtender mit kurzen dicken Rosenstöcken und wohl über 1 m langen Stangen. Ja sogar bis zu einem Geweih mit 6 Enden kann diese Rückbildung (Rückschlag) gehen. Ein derartiges Geweih besitze ich selbst.

Ein Zurücksetzen andrer Art, wobei man aber den höheren Typus noch deutlich erkennt, ist auch durch die Fälle verwirklicht, welche bei den einzelnen Kronenstufen, von der 1. angefangen, besprochen wurden.

In bezug auf die mechanischen Ursachen dieser Erscheinungen verweise ich auf das in den betreffenden Kapiteln hierüber Gesagte (siehe auch Figg. 5, 6, 10). Ein geradezu typisches Beispiel in dieser Beziehung liefert das durch Fig. 10 wiedergegebene Geweih. Es stammt von einem 201 kg schweren Hirsch (ohne Gescheide), der in Putna erlegt wurde. Es war einer der stärksten Hirsche jener Gegend. Den Jägern war er seit Jahren recht wohl bekannt, und wie mir der gräflich Erbachsche Wildmeister Herr Weber versicherte, soll der Hirsch im vorangehenden Jahre ein Geweih von 22 oder 24 Enden getragen haben. Nun weist es bei einer Schwere von $6^1/_4$ kg auf der linken Stange bloß 4, auf der rechten 5 deutlich entwickelte Enden. Nach der gebräuchlichen Jägerart würde es als ungerader Kronenzehner zu klassifizieren sein. Nichtsdestoweniger ist der hohe Formtypus dieses Geweihes aus folgenden Merkmalen ersichtlich. Die Eissprosse (0V) fehlt, ist jedoch durch eine Kante und noch mehr durch eine mit dieser korrespondierenden Einknickung der Stange, welche jedoch in der Figur wegen der mehr frontalen Ansicht nicht zu erkennen ist, angedeutet. Die Vordersprossen der distalen Gabel zeigen deutliche Außenkanten, welche die zwar angelegte aber nicht vollbrachte Ausbildung der äußeren Sekundärsprossen ($III_{-\ell}$) erkennen lassen. Am rechten Stangenende und zwar weit nach oben setzt sich eine kleine Sprosse (VI_{ℓ}) an. Dieser entspricht links keine solche, dafür aber eine deutlich entwickelte Kante ($VI_{-\ell}$). Ungefähr in der Mitte des Abstandes zwischen dieser Gabel und der vorderen Sprosse ($IV_{oi.\ oc}$) ist die Stange nach rückwärts geknickt und bildet hierauf einen schwachen Bogen nach vorn: eine Andeutung dafür, daß hier eine Gabel hätte ansetzen sollen. Übrigens geht letzteres auch aus der gar großen Entfernung der hinteren Kronengabel von der vorderen gekanteten Sprosse hervor. Demzufolge sollte das Geweih seiner Form nach, wenn es vollständig ausgebildet wäre, auf jeder Stange je 9 normale Sprossen aufweisen und würde so ein regelmäßiger Achtzehnender im Sinne Blasius' sein. In jedem Fall ist es also rückgebildet. Auch die verhältnismäßig kurzen aber dicken Sprossen sprechen dafür, daß es sich um ein regressiv entwickeltes Geweih handelt. Meiner Auffassung und Erklärung nach entspricht es dem 4. Kronentypus.

E. Die Gesetze der Geweihbildung.

In der eingangs erwähnten überaus umfangreichen Literatur über den uns beschäftigenden Gegenstand ist eine Menge Beobachtungsmaterial niedergelegt. Man begnügt sich, die gemachten Beobachtungen mitzuteilen, und nur verhältnismäßig wenige Forscher zeigten die Tendenz allgemeinere Gesichtspunkte zu fassen: die feststehenden Tatsachen vergleichend zu betrachten, kritisch zu sichten und die sich daraus ergebenden Konsequenzen zu ziehen.

Der erste, der nach den Ursachen der Sprossenbildung forschte, ist Berthold (2). Letztere wird von ihm durch eine ungleiche Tätigkeit der Blutgefäße erklärt. Aber ein Bildungsgesetz ist dadurch nichtsdestoweniger nicht erfaßt worden. Später hat Blasius (3), und ihm folgte Altum (1) und andre, den charakteristischen Knick in der Stange gegenüber den Sprossen bemerkt, aber schließlich doch nicht überall gesehen und diese Erscheinung auch nicht zu erklären gesucht. Mir ist es schon seit mehreren Jahren klar, daß dieser Knick einer jeden Primärsprosse gegenüber, und somit auch gegenüber der Aug- und Eissprosse, auftritt, doch hatte ich bis nun keine Gelegenheit dies zu veröffentlichen. Da kam mir Hoffmann (6) zuvor. Nach der Besprechung dieser Erscheinung sagt er, daß »auch die Aug- und die Eissprosse eine Veränderung der Stange nicht nur mit sich bringt, sondern auch mit sich bringen muß«. Auf Grund dieser Betrachtungen kommt Hoffmann zum Schlusse, daß Sprossenbildung und Einknickung der Stange in einem kausalen Zusammenhang stehen, wonach »der Knick in der Stange die Folge der Entstehung der Sprosse ist«. Übrigens tritt dieser Knick, wie wir in der Stufenfolge der Geweihentwicklung gesehen haben, auch dann auf, wenn die Sprosse nur sehr schwach entwickelt, durch eine Kante angedeutet, oder auch gar nicht zur Ausbildung gelangt ist, zum Vorschein. Diese Beobachtung hat auch Hoffmann gemacht und darüber folgendes geäußert: »Im allgemeinen sei hier hervorgehoben, daß die Knickung der Stangen an den durch den Bildungstypus zum Hervorsprossen eines Endes überhaupt bestimmten Stellen auch dann regelmäßig auftritt, wenn das Ende verkümmert oder nur etwa durch eine kleine Erhöhung oder Kante angedeutet ist, ja selbst dann auftreten kann, wenn äußerlich auch nicht die geringste Andeutung eines Endes vorhanden ist, also auch dann, wenn die Bildung des Endes gleichsam nur durch eine verborgene Knospe vorbereitet ist.« Allein

Hoffmann hat trotz der Erfassung dieses durchgreifenden Kausalitätsverhältnisses zwischen Sprossenbildung und Knick der Stange dennoch nicht das allgemeine, eigentliche, die Sprossenbildung beherrschende Gesetz gefunden. Auch ist sein Vergleich der Sprossenbildung mit der Verästelung eines Baumzweiges höchstens nur mit Rücksicht auf die damit verbundene Knickung der Achse zulässig. Hingegen erscheint die von ihm gegebene Erklärung der kompensatorischen Krümmung der Stange zwischen je zwei Sprossen als vollständig zutreffend.

Betrachtet man ein Geweih vom morphologischen Standpunkte, so ergibt sich als nächstliegender Gedanke, daß die Sprossen gleichsam aus der Stange herausgewachsen seien. Dies trifft bei den vorher genannten Forschern in der Tat zu. Blasius hat diesen Gedanken gefaßt und Hoffmann hat ihn in der angedeuteten Weise zu Ende geführt. Hierbei spielt der Knick in der Stange die Hauptrolle. Deswegen kann hier von einem tatsächlichen, die Geweihentwicklung beherrschenden Gesetz nicht die Rede sein.

Betrachtet man hingegen das Geweih vom genetischen Standpunkte, wie dies Rörig (10) als erster getan hat, so ergibt sich, daß die ganze Ausbildung des Geweihes eine fortgesetzte Gabelbildung ist. Durch die vergleichende Betrachtung der phylogenetischen und ontogenetischen Geweihentwicklung hat Rörig nicht nur einen neuen Beleg für die Richtigkeit des biogenetischen Grundgesetzes Haeckels, sondern auch das eigentliche, die Geweihentwicklung beherrschende Gesetz gefunden, welches er in den folgenden Worten formuliert hat: »Es ist die Tendenz zur Gabelbildung, welche die gesamte Geweihentwicklung und Geweihbildung durchaus beherrscht und welche in ihrer Variation die verschiedenen Geweihformen erzeugt.« Doch dieses Gesetz genügt in seiner nackten Form durchaus nicht, um manche Geweihformen, insbesondere solche, bei denen es sich um irgend eine Art regressiver Entwicklung handelt, richtig beurteilen und würdigen zu können. Man könnte sagen, daß es theoretischen Wert, nicht aber praktischen Nutzen hat. Denn durch die fortgesetzte Bifurkation werden die verschiedenen in den vorigen Kapiteln vorgeführten Formtypen hervorgerufen, welche unter Umständen durch die nicht tatsächliche Ausbildung von Sprossen verwischt werden können, weshalb man namentlich dann, wenn man als Basis der Beurteilung nach altem Jäger- und auch Laienbrauch die empirische Endenzahl annimmt, mit derartigen Formen nichts anfangen kann.

Auf diesem Standpunkt steht auch Rörig (10) trotz der Entdeckung des eigentlichen Bildungsgesetzes.

Wie ich an meinen gezähmten Rehböcken zu wiederholten Malen beobachtet habe, geht die Sprossenbildung in folgender Weise vor sich: Zuerst verflacht sich durch stärkeres Wachstum nach den zwei entgegengesetzten Seiten die Stange, später bildet sich oben in der Mitte dieser Verflachung eine sattelförmige Einsenkung, da hier das Wachstum zum Vorteil der divergierenden Teile eingestellt wird. Hierdurch wird eine Gabel geschaffen, deren beide Zinken fortwachsen. In ihrer Anlage sind sie beide einander fast gleichwertig; es hat sich die Stange tatsächlich gegabelt. Doch sehr bald stellt sich in jener Gabelzinke, welche später zur Fortsetzung der Stange wird, ein bedeutend energischeres Wachstum als in der zur Sprosse werdenden Zinke ein, sowohl in bezug auf Längen- als auch Dickenwachstum. Hat die Sprosse ihre definitive Länge erreicht, so ist zu derselben Zeit nun auch der Stangenteil bis zu jenem Punkte gelangt, bei dem die nächste Gabelbildung erfolgt. Man ersieht daraus tatsächlich, daß die Sprossen nicht der Stange herausgewachsene Bildungen, sondern daß sie mit den aus korrespondierenden Stangenteilen der Anlage nach gleichwertig sind. Es hat somit das Gabelgesetz seine unbestreitbare Berechtigung. Allein wie wir sehen, ist es mit der Gabelbildung nicht abgetan, sondern die eine Zinke wird durch stärkeres Wachstum zur Fortsetzung der Stange, welche im Verhältnis zum darunter liegenden Stangenteil knieförmig gebogen erscheint. Letzteres tritt aber auch dann ein, wenn die Sprosse nicht zur Ausbildung gelangt.

Es steht somit der Knick in der Stange mit der Tendenz zur Bifurkation in einem kausalen Zusammenhang, so zwar, daß der Knick aus der Tendenz zur Gabelbildung folgt; ob sich dabei die Sprosse stark, wenig oder auch gar nicht entwickelt, erscheint mehr nebensächlich; jedenfalls sollte eine solche entwickelt sein, weshalb man berechtigt ist, dieselbe als anwesend zu betrachten, was dann für das Erkennen des Typus von Vorteil ist.

Auch Hoffmann (6) steht bei der Beurteilung der Geweihform auf dem Standpunkte des Abzählens der Sprossen. Man sieht aber, daß dieser Standpunkt zur Auffassung der einen oder der andern Ursache der Geweihbildung führt, je nachdem man die Geweihbildung vom morphologischen oder vom genetischen Standpunkte

betrachtet. Sieht man hingegen vom Abzählen der Sprossen ab, so gelangt man zu jener Auffassung des Bildungsgesetzes, wie ich sie soeben angedeutet habe, nämlich zur Kausalität zwischen der Tendenz zur Bifurkation und dem Knick in der Stange.

Die Gestaltung der Geweihe wird durch die Tendenz zur Gabelbildung bedingt, deren Resultat die Bildung von Sprossen und die Knickung der Stange ist. Letztere tritt als Folge der Tendenz zur Bifurkation auch dann zum Vorschein, wenn die Sprosse nicht zur Entwicklung gelangt ist und dient daher gleichsam als Fingerzeig für das Erkennen der Tendenz zur Hervorrufung einer Gabel.

II. Die Klassifikation der Geweihe und deren symbolische Bezeichnung.

Dieses Kausalitätsgesetz hat innigen Bezug zur Beurteilung der Geweihformen, d. i. zur Klassifikation oder Bezeichnung derselben. Denn nur auf dieser Grundlage kann ein Geweih derart bezeichnet oder benannt werden, wie es seinem Bildungsgrad entspricht. Schon Blasius (3) ist zu dieser Überzeugung gelangt, indem er sagt: »Es reicht beim Hirsch noch weniger als beim Rehbocke hin, die Zahl der Enden jagdmäßig zu bestimmen, um die Reihe der allmählichen Entwicklung zu bezeichnen. Wenn auch in der Zahl der Enden oft eine Unregelmäßigkeit des Fortschrittes bemerkt wird, und sogar die Hirsche nicht selten wieder zurücksetzen, so findet doch eine strenge Gesetzmäßigkeit in der Reihenfolge der Entwicklungen statt, die sich in den Veränderungen der Form im Zusammenhange mit der Zahl der Enden zeigt, und mit denen die Erweiterung und Erniederung der Rosenstöcke parallel geht.« Er hat auch versucht die Leser davon zu überzeugen, daß »die Bestimmung einer solchen Entwicklungsreihe von Interesse sein muß, denn sie bringt die Zahl der Enden nicht so oft in Widerspruch mit der Stärke des Geweihes oder Hirsches, als die gewöhnliche empirische jagdmäßige Zählung«. Zu diesem Zwecke hat er die aufeinander folgenden Geweihformen eines durch 20 Jahre beobachteten Hirsches tabellarisch zusammengestellt, aus welcher die Richtigkeit seiner Folgerungen erhellt. Allein er hat an Stelle der üblichen, auch von jedem Unkundigen befolgten, kurzen Bezeichnungsweise nach der Zahl der Enden keine ebenso kurze neue auf seinen Grundsätzen beruhende geschaffen, und dies mag wohl der Grund gewesen sein, weshalb seine Anschauungen von den meisten seiner Nachfolger zwar in der

Theorie akzeptiert und für eine naturwissenschaftliche Betrachtung der Geweihe als zu Recht bestehend anerkannt, allein trotzdem nicht in Praxis gesetzt wurden. Es mag hier auf E. v. Dombrowski und auf Nitsche hingewiesen werden, welch letzterer in dieser Beziehung äußert: »Der Weidmann zählt jedes solche abnorme Ende«. »Der Zoologe wird dagegen passend ein solches Geweih mit überzähligen Enden der normalen Geweihstufe einreihen, der es am nächsten verwandt ist« usw. Daß wenigstens Nitsche es nicht versucht hat, auch den Jagdkundigen ans Herz zu legen, daß sie sich die wissenschaftlichen Errungenschaften, von denen er nach dem erwähnten Ausspruch überzeugt war, aneignen und dieselben praktisch verwerten, deutet nur darauf hin, daß auch er vollständig im Banne der alten Gewohnheit des Abzählens der Enden lag. Andre, wie R. v. Dombrowski, stellten sich dem Blasiusschen Standpunkte direkt entgegen, wieder andre, wie Rörig, nahmen davon keine besondere Notitz.

Nun ist jedermann davon überzeugt, daß man sich auf Grund der Endenzahl allein von der Form oder Gestalt eines Geweihes, namentlich dann, wenn es sich um höhere Formtypen handelt, keine oder doch wenigstens keine richtige Vorstellung machen kann. Letztere kann gewöhnlich erst durch eine weitläufige Beschreibung erzielt werden. Ganz anders verhält es sich damit jedoch, wenn man als Grundlage der Beurteilung und somit auch der Bezeichnung eines Geweihes die typische Form als Produkt jenes Kausalitätsgesetzes von Gabelbildung und Knickung der Stange annimmt. Ich habe im Vorangehenden die Aufeinanderfolge der typischen Formen behandelt, damit man dadurch in den Stand gesetzt werde, die Tragweite ihrer Bedeutung für die Beurteilung oder die Klassifikation der Geweihe zu ermessen. Nur dieser Standpunkt kann uns befähigen, die Geweihe in kurzer Form derart zu bezeichnen, daß man sich eine richtige Vorstellung von ihrer Form machen, wobei man auch die Anzahl der Enden angeben kann. So kann man z. B. das in Fig. 5 dargestellte Geweih als vom 1. Kronentypus mit 10 Enden, das in Fig. 6 dargestellte als eines vom 2. Kronentypus mit 12 Enden, jenes in Fig. 10 dargestellte als vom 4. Kronentypus mit rechts 5, links 4 deutlich ausgebildeten Enden bezeichnen. Das in Fig. 11 wiedergegebene Geweih könnte man danach als Schadhirschgeweih vom 2. Kronentypus und das in Fig. 9 dargestellte als Geweih vom 5. Kronentypus mit hyperplastisch entwickelter rechter Krone bezeichnen. Durch eine derartige Bezeichnung wird

sich jeder, der die Art und Weise der Geweihentwicklung auch nur in den allgemeinsten Grundzügen kennt, eine richtige Vorstellung von der Form des betreffenden Geweihes machen können — und darauf kommt es doch am meisten an. Ebenso wird jeder von dem oben erwähnten berühmten sogenannten 66Ender der Moritzburg sofort eine richtige Vorstellung bekommen, wenn es in der hier angedeuteten Weise bezeichnet wird. Danach würde dieses Geweih als vom 2. Kronentypus mit schaufelartiger und gezackter Hyperplasie der Mittelsprossen und tellerartiger, gezackter Krone zu klassifizieren sein.

Eine ähnliche Bezeichnung ist schon in Praxis, jedoch erstreckt sie sich auf das Alter des Hirsches: Die Bezeichnung nach dem »Kopfe«.

Was die einfachen Geweihe betrifft, so können diese nach der Entwicklungsstufe oder auch, wie es bis nun üblich war, nach der Anzahl der Enden, jedoch unter der Voraussetzung, daß die Zahl der Enden mit der Entwicklungsstufe übereinstimmt, bezeichnet werden. Am geeignetsten wird aber wohl die Bezeichnung sein, wie ich sie in den betreffenden Überschriften gebraucht habe, z. B. einfaches Dreigabelgeweih, einfaches Eissprossengeweih usw. Jedoch wird man z. B. von einem Spießer der 3. Stufe sprechen, wenn er ein Gabler sein sollte, ebenso von einem Gabler der 4. Stufe, wenn er schon Zweigabler sein sollte. Ferner könnte man von einem Geweih der 1. Stufe mit Eissprossen, entsprechend dem Eissprossen-Achter, sprechen. Der Eissprossen-Dreigabler würde dem normalen Zehnender entsprechen, wie schon das Beispiel gezeigt hat.

Allerdings muß man zugeben, daß für die Möglichkeit einer derartigen Bezeichnungsweise die Kenntnis der stufenweisen Geweihentwicklung notwendig ist. Doch die Erwerbung dieser Kenntnis erfordert bloß ein Minimum von Mühe und dieses Minimum kann und muß man wohl auch von einem jeden Jagdkundigen, um nicht von den Naturkundigen zu sprechen, erwarten. Zum mindesten setzt speziell bei Weidmännern diese Kenntnis weniger Mühe voraus, als etwa die vielfache und komplizierte Fährtenkunde. Es mag noch an die überaus zahlreichen nichtssagenden und wohl nur das Gedächtnis erschwerenden weidmännischen Ausdrücke, wie z. B. Schweiß, Löffel usw. erinnert werden.

Schließlich möchte ich noch etwas über die symbolische Bezeichnungsweise der Sprossen sagen. Natürlich kann sich eine solche bloß auf die wesentlichen Sprossen erstrecken, da ja, wie aus

dem Vorangegangenen zu ersehen ist, die akzessorischen Sprossen für die normale oder typische Form der Geweihe nicht von Belang sind. Hier ist nun wieder Blasius (3) derjenige, welcher in der bereits erwähnten tabellarischen Übersicht eine derartige Bezeichnung zur Anwendung gebracht hat. Die Methode ist zwar eine durchaus einfache, aber dennoch nicht von praktischem Wert. Blasius hat dies auch offenbar nicht bezweckt, sondern es handelte sich bloß um eine leichtere Übersicht desjenigen, was er sonst durch lange Worte oder gar durch ganze Sätze hätte ausdrücken müssen. In der Tat erheischt es gar nicht selten die Notwendigkeit, die Sprosse so kurz als möglich zu bezeichnen, ähnlich wie dies durch die Bezeichnungsweise der Kristallflächen, der Blüten, oder etwa der Säugetierzähne praktiziert wird. Ich habe mir nun zurecht gelegt, daß es am praktischsten sein wird, hierbei in folgender Weise zu verfahren: Alle primären Sprossen werden nach ihrer Entwicklungsfolge mit römischen Ziffern bezeichnet, also die Augsprosse = I, die Mittelsprosse = II, die Vordersprosse der distalen Gabel = III, die Hintersprosse derselben oder das eigentliche Stangenende = IV, die Eissprosse = V. Erscheint eine dieser Sprossen, welche normalerweise ungegabelt sind, gegabelt, so wird dies durch dasselbe Zeichen (Ziffer), jedoch mit dem Index 2 ausgedrückt. Danach würde eine ungegabelte Augsprosse z. B. mit I_2 zu bezeichnen sein. Erscheint jedoch eine dieser Sprossen doppelt, wie dies bei der Eissprosse, übrigens auch bei den andern eintreten kann, dann würde dies durch dasselbe Zeichen, jedoch mit einer vorgesetzten 2 zu bezeichnen sein, also = 2V. Die Sprossen III und IV erscheinen an den Kronengeweihen gegabelt, wobei die durch diese Gabeln gelegte Ebene zur Ebene, in der die Primärsprossen liegen, normal steht, so daß die durch die Bifurkation entstandenen Sekundär- oder Kronensprossen in innere, d. h. gegen die Mediane des Geweihes gerichtete und in äußere, d. h. nach außen gerichtete unterschieden werden können. Diese wären mit dem Zeichen der Primärsprosse, welcher sie angehören und dem Index *i* oder *e* zu bezeichnen, je nachdem es sich um die interiäre oder um die exteriäre Sprosse handelt. Danach würde z. B. die Krone vom 2. Typus mit III_{ie}, IV_{ie} zu bezeichnen sein. Beim 3. Kronentypus ergibt sich eine frische nach rückwärts gerichtete Primärsprosse, das Stangenende, welche mit VI zu bezeichnen wäre. Durch ihre Gabelung entsteht der 4. Kronentypus, dessen distale Gabel mit VI_{ie} zu bezeichnen wäre. Dann entsteht wieder eine Sprosse (5. Kronentypus), welche mit VII

zu bezeichnen wäre usw. Diese Kronensprossen können gegabelt sein, dann kann man dies durch Hinzufügen des Index $_2$ ausdrücken, also z. B. in der rechten Krone der Fig. 8 die äußere Sprosse der zweiten Gabel VI_{i_2}; die Mittelsprosse derselben Stange wäre mit II_2 zu bezeichnen. Um anzudeuten, daß eine Sprosse nicht entwickelt ist, kann vor ihr Zeichen eine 0 gesetzt werden. Will man jedoch ausdrücken, daß eine Sprosse bloß angedeutet ist, so kann vor ihr Zeichen ein — gesetzt werden, z. B. in Fig. 3 die rechte Augsprosse = —I, oder in Fig. 7 die äußere Sprosse der ersten Kronengabel = III_{i-e}. Sollte die innere Sprosse angedeutet und die äußere entwickelt sein, dann würde man dies mit III_{-ie} bezeichnen. Will man ein völlig normales Geweih bezeichnen, so kann man dies ganz kurz tun, indem man bloß die letzte Sprosse beziehungsweise Gabel bezeichnet, wobei alles dieser Bildung Vorangegangene stillschweigend fortgelassen wird. So könnte man das Geweih in Fig. 4 mit III_{ie}, jenes in Fig. 7 dargestellte jedoch zum Zeichen, daß die III_e nur angedeutet ist, mit $VI(III_{-e})$ und das in Fig. 6 dargestellte mit IV_{ie} (0V) bezeichnen. Um nun die Sprossen der beiden Stangen symbolisch auszudrücken kann man so verfahren, wie dies Meyer (8) und andre tun. Man bezeichnet alles, was sich auf die rechte Stange bezieht, macht hierauf einen vertikalen Strich und bezeichnet dann neben demselben dasjenige, was sich auf die linke Stange bezieht.

Nach der hier angegebenen Methode der symbolischen Bezeichnungsweise wäre etwa die linke Schadhirschgeweihstange Fig. 11 mit 0 | I, 0 II, —III, IV_{i-e}, 0 V, das Geweih in Fig. 9 mit I, II, III_{i-e}, IV_{ie_2}, V, VI_{ie_2}, VII | VII zu bezeichnen. Eine wiederholte Gabelung könnte durch ebensoviele 2 als Indices ausgedrückt werden.

Das Geweih in Fig. 10 wäre zu bezeichnen: I, II, III_{i-e}, 0 IV, 0 V, VI_{ie} | I, II, III_{i-e}, 0 IV, 0 V, VI_{i-e}. Eine angedeutete Verdoppelung einer Sprosse wäre mit einer vorgesetzten — 2 zu bezeichnen, z. B. Fig. 8, —2V.

Es ist kaum notwendig, noch mehr Beispiele anzuführen, denn die vorgeführten beweisen wohl zur Genüge, daß durch eine derartige Bezeichnungsweise man über das betreffende Geweih so gut orientiert wird, daß man es sogar, auch ohne es gesehen zu haben, wenigstens schematisch zeichnen könnte.

Ob nun die Enden länger oder kürzer, dicker oder dünner sind und welche Richtung sie einschlagen, darauf kommt es ja absolut nicht an. Übrigens kann man solches durch eine Bemerkung angeben. Ein sogenannter Vierzehnender z. B. kann sehr verschiedenartig

aussehen. Bezeichnet man aber ein derartiges Geweih nach dem Typus, dann ist man über seine bestimmte Form vollkommen im klaren.

Anhang.

Über die Stärke der Karpathenhirsche und die zwei Rassen derselben.

Es dürfte von allgemeinem Interesse sein, zu erfahren, wie es sich mit der Stärke der Karpathenhirsche verhält und dies um so mehr, da es sich wenigstens in den südöstlichen Karpathen um Hirsche handelt, welche durchaus in freier Wildbahn leben. Hier bestehen noch die altehrwürdigen Urwälder, welche stückweise kahl gefällt werden, wodurch überaus günstige Äsungsplätze geschaffen werden. Diese werden, namentlich im Herbst und zur Winterszeit, von dem Wild regelmäßig begangen, denn über den Sommer sind nicht wenige Hirsche im Flachlande zu finden, wo ihnen die ergiebigen Äcker reichliche und gute Nahrung bieten. Rörig sagt in Hinsicht auf die Stärke der Geweihe, worin jedenfalls auch die Stärke ihrer Träger als einbezogen zu erachten ist: »Daß in allen Ländern mit vorgeschrittener Kultur das Maximum der Geweihstärken in früheren Jahrhunderten dasjenige der Gegenwart übertraf, wird nicht bloß angenommen, sondern ist auch durch Tatsachen erwiesen. Die Ursache liegt »in den Ernährungsverhältnissen« usw. Derselbe Forscher hat Aufenthaltsort und Maximalgewicht der Geweihe und ihrer Träger in großer Zahl tabellarisch zusammengestellt, woraus zu ersehen ist, »daß Geweih- und Körpergewicht an Größe in dem Maße zunehmen, je weiter vom westlichen Deutschland aus wir uns in östlicher Richtung fortbewegen«. In der Tat sind hier im Verhältnis zum westlichen Europa ursprünglichere Zustände auch in bezug auf die Stärke der Edelhirsche anzutreffen, allein die Beispiele, welche Rörig in seiner tabellarischen Zusammenstellung und auch sonst aufgezählt hat, sind wenigstens in der Jetztzeit als Ausnahmen oder große Seltenheiten anzusehen. So heißt es in der Tabelle »48) Bukowina .... Gew. d. Geweihes 14,0 kg, Gew. d. Körp. 312 kg, 49) Galizien (Ostkarpathen) 14,0 kg, 340 kg, 50) Romänien 15,25 kg, 373 kg«. An einer andern Stelle erwähnt er einen Fall: »In den Urwäldern der Karpathen wurde am 15. September 1896 ein Edelhirsch erlegt, der

nach dem Aufbruch ein Gewicht hatte von 314 kg und dessen Geweih 10,25 kg wog.« Bei Besprechung der hyperplastischen Bildungen macht derselbe Autor eines Geweihes Erwähnung, welches von einem Karpathenhirsch stammte, mit 50 Pfd. Sterl. = 1000 Mark angekauft und von Lord Powerocourt der Zoologischen Gesellschaft in London im Jahre 1862 vorgelegt wurde. Es trug 44 Enden und hatte ein Gewicht von 74 Pfund engl. = 33,5 kg. Über die Stärke des Hirsches selbst ist allerdings nichts gesagt. Diese hier genannten Stärken sind nun tatsächlich auch für die Karpathenhirsche als seltene Ausnahmen zu betrachten. Zu den starken Kapitalhirschen, welche, hier in der Bukowina speziell, jährlich abgeschossen werden, sind diejenigen zu rechnen, deren Gewicht ohne Aufbruch, d. h. Gescheide, von 180 bis über 200 kg beträgt. Eines allgemeinen Lobes in dieser Hinsicht erfreuen sich die Hirsche in den Forsten der Baron Wassilkoschen Gutsherrschaft. Doch wie mir Herr V. Baron Wassilko mitteilte, wogen die stärksten Hirsche 200—215 kg. In den Forsten des gr. or. Religionsfondes wird namentlich Kloster-Putna als Wildkammer gepriesen. Doch versicherte mir Herr Weber, der seit 29 Jahren in der Eigenschaft als gräflich Erbachischer Wildmeister daselbst ansässig ist, daß während dieser Zeit, außer des bereits erwähnten 225 kg schweren, kein Hirsch geschossen worden wäre, der das Gewicht des im vorigen Sommer erlegten, hier schon erwähnten Hirsches von 204 kg (ohne Aufbruch) erreicht hätte. Nebenbei mag erwähnt werden, daß derselbe von den Leuten und auch seitens des Forstpersonals gewissermaßen als Rarität angestaunt wurde. Vor kurzem hat Graf Erbach einen 190 kg wiegenden Hirsch mit einem zwölfendigen 8,67 kg schweren Geweih geschossen. Auf Grund dieser Tatsachen kann man sich leicht eine richtige Vorstellung über die Stärke der Bukowinaer Hirsche machen.

Schließlich kann ich es nicht unterlassen bei dieser Gelegenheit einer Sache Erwähnung zu tun, welche sich in um so größerem Maße den Augen des Beobachters aufdrängt, je mehr er Gelegenheit findet, die in unsern Bergen wohnenden Hirsche zu beobachten. Mehr als einmal begegnet man in der Literatur über den uns hier beschäftigenden Gegenstand dem Versuch mehrere Rassen oder gar Arten des Edelhirsches auf dem Festlande von Europa zu unterscheiden und ebenso viele Male wird diesem Unternehmen widersprochen. In der Tat sind die verschiedenen Ernährungsbedingungen, Klima, Aufenthaltsort usw. dazu geeignet auf die Größe,

Form, Aussehen, kurz auf die morphologische Erscheinung der Hirsche umändernd einzuwirken, wie auch die in der neuesten Arbeit Rörigs niedergelegten Untersuchungen beweisen. Gelegentlich der Besprechung dieser Verhältnisse erwähnt Rörig (10) auch noch folgenden ihm von Dr. Walter May mitgeteilten Fall: »In Ungarn und zwar in den Komitaten Marmaros und Munkács existiert eine Rasse von Edelhirschen, welche zu den stärksten gehört, die in Europa überhaupt noch vorkommen, mit Geweihen von seltener Stärke. Es sind hier Hirsche erlegt worden, die aufgebrochen ein Gewicht von nahezu 300 kg hatten. Zwischen diesen starken Hirschen kommt nach Angabe des genannten Autors eine geringere Rasse vor, mit kurzem verkümmerten Geweih, gedrungenem kurzen Kopf, die in Ungvár und Beregh Wander- oder polnischer Hirsch benannt wird. Ungeachtet die Hirsche dieser Rasse unter denselben klimatischen Verhältnissen leben«, sagt May, »dieselbe gute und ausgiebige Äsung haben, bleiben sie doch immer geringer wie die eigentlichen Standhirsche, und selbst wenn sie sich mit der stärkeren Rasse kreuzen, sind die Abkömmlinge doch noch an dem glatten, perllosen Geweih zu erkennen.« Ohne Zweifel ist diese Rasse der polnischen oder Wanderhirsche eine eingewanderte Rasse, die ihre in Polen unter weniger günstigen Lebensbedingungen erworbene, und durch Vererbung befestigte Individualität nicht abgestreift hat.« Wenn nun Rörig diese zweifellos verkrüppelten Hirsche als eine besondere Rasse gelten läßt, so ist in unsern Gegenden viel mehr Ursache dazu vorhanden. Denn so weit mir die Verhältnisse aus eigner Anschauung bis jetzt bekannt geworden sind, können in der Bukowina zwei Rassen — ob Arten, wage ich nicht auszusprechen, da sich dies erst auf Grund fortgesetzter und intensiver Beobachtungen und Erfahrungen entscheiden ließe, namentlich durch Erlangung eines zu diesem Zwecke unbeschränkteren Jagdrechtes —, unterschieden werden. Es existieren hier zu Lande für dieselben zwei Benennungen bei der deutschen und bei der romänischen Gebirgsbevölkerung: Land- und Gebirgshirsch, romänisch: *cerb lidvan* = Landhirsch und *cerb răgăzan* = (im Wachstum zurückgebliebener) gedrungener Hirsch (dem Gebirgshirsch entsprechend). Der große hell gefärbte Landhirsch (*C. vulgaris campestris*) steigt in nicht geringer Zahl während des Frühlings in die Ebene hinab und bleibt hier bis zur Brunftzeit, von welcher Zeit an er im Gebirge verbleibt, oder bringt als Stand- oder als Wechselwild das ganze Jahr eventuell mit Ausnahme der Brunftzeit in den Buchenwäldern

der Hügelzüge sowie namentlich in den Auen des Flachlandes zu. Im angrenzenden Romänien sind ausgedehnte Flachlandwälder, welche zahlreiche Hirsche dieser Rasse beherbergen. Die zweite Rasse (*C. vulgaris montanus*) zeichnet sich durch bedeutend kleineren, jedoch gedrungenen, aber durchaus nicht den Eindruck eines verkrüppelten machenden Körperbau und durch auffallend dunklere Farbe (namentlich ist der Hals im Winter fast ganz schwarz) aus. Die Geweihe dieses Hirsches sind in bezug auf ihre Form und Stärke von denen des andern nicht verschieden, ja sie werden sogar sehr stattlich, lassen sich jedoch durch ihre mehr rötliche bis ins schwarz gehende Farbe (Folge der Beize)[1], am meisten aber durch ihre durchaus kompakte Masse gegenüber den Geweihen des Landhirsches von mehr lockerer Konsistenz unterscheiden. Auch an den weiblichen Tieren treten diese unterschiedlichen Merkmale sehr deutlich zum Vorschein. Diese zwei Rassen gehen jedenfalls Kreuzungen ein. Denn es sind nicht selten männliche und weibliche Hirsche anzutreffen, welche man weder zu der einen noch zu der andern Rasse zählen könnte, die vielmehr an Größe und Aussehen zwischen den beiden die Mitte halten.

Jedenfalls ist das, was ich hier darüber gesagt habe, nichts Abgeschlossenes, sondern bedarf zu einem definitiven Urteil noch weiterer Beobachtungen, Erfahrungen und Erwägungen, also noch eines recht intensiven Studiums.

Doch auch so wie die Sache bis nun steht, dürfte sie nicht ohne allgemeines Interesse sein, da es meines Wissens noch keine Arbeit gibt, welche sich mit den Hirschen unsrer Gegend speziell beschäftigt hat.

Am Schlusse dieser Schrift angelangt, kann und darf ich es nicht unterlassen all denjenigen Herren, welche nicht nur durch ihr liebenswürdiges und entgegenkommendes Wesen, sondern auch durch wirkliches Interesse für die Sache in der verschiedensten Art diese meine Arbeit unterstützt und gefördert haben, meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen, und zwar:

Herrn kgl. sächs. Hofrat Prof. Dr. A. B. Meyer, Direktor des zoolog. u. anthrop.-ethnogr. Museums in Dresden,

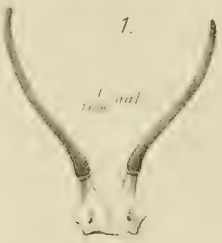
---

[1] Ich glaube, daß sich nach dem Abfegen in den oberflächlichen Schichten der Geweihe auch Pigmentstoff ablagert, und dieser ist beim Gebirgshirsch dunkler.

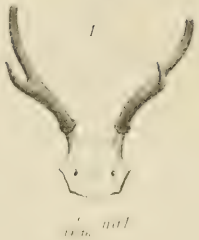
Herrn Prof. Dr. C. Zelinka, Vorstand des zool. Instit. der h. o. Universität,
Herrn Oberforstrat W. Eckel, Landes-Forst-Inspektor der Bukowina,
Herrn Forstrat A. Krahl,
Herrn V. Baron Wassilko (Berhometh),
Herrn Forst- und Domänenverwalter J. v. Bazant in Marginea,
» » » » J. v. Cuparencu in Cuciurmare,
» » » » L. Jirku in Kloster-Putna,
» » » » Ch. Karst in Straja,
» gräflich Erbachschen Wildmeister G. Weber in Kloster-Putna.

Literaturverzeichnis.

1) Altum, B., Die Geweihbildung bei Rothirsch, Rehbock, Damhirsch. Ein Beitrag zur Jagd-Zoologie. Berlin 1874.
—— Forstzoologie. I. Säugetiere. Berlin 1876.
2) Berthold, A. A., Über das Wachstum, den Abfall und die Wiedererzeugung der Hirschgeweihe. Mit Abb. Beiträge zur Anatomie, Zootomie und Physiologie. Göttingen 1831.
3) Blasius, J. H., Naturgeschichte der Säugetiere Deutschlands und der angrenzenden Länder von Mitteleuropa. Braunschweig 1857.
4) Dombrowski, Ernst v., v. Trains Weidmanns Praktika. Leipzig 1893.
5) —— Raoul, v., Lehr- und Handbuch für Berufsjäger. Wien 1888.
6) Hoffmann, C., Zur Morphologie der Geweihe der rezenten Hirsche. Cöthen, Anhalt 1901.
7) Kinkelin, F., Geweihreste aus dem untermiozänen Hydrobienkalk vom Hessler bei Rosbach-Biebrich (*Dremotherium Feignouxi* Geoffr.). Abhandl. d. Senckenb. naturf. Ges. in Frankfurt a. M. 1896.
8) Meyer, A. B., Die Hirschgeweihsammlung im königlichen Schlosse zu Moritzburg bei Dresden. Dresden 1883.
9) Nitsche, H., Studien über Hirsche (Gattung *Cervus* im weitesten Sinne). Heft I. Untersuchungen über mehrstangige Geweihe und die Morphologie der Huftierhörner im allgemeinen. Leipzig 1898.
10) Rörig, A., Über Geweihentwicklung und Geweihbildung. I. Die phylogenetischen Gesetze der Geweihentwicklung. II. Die Geweihentwicklung in histologischer und histogenetischer Hinsicht. Archiv f. Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. X. Leipzig 1900. III. Die normale Geweihentwicklung und Geweihbildung in biologischer und morphologischer Hinsicht. IV. Abnorme Geweihbildungen und ihre Ursachen. Ebenda. Bd. XI. 1901.

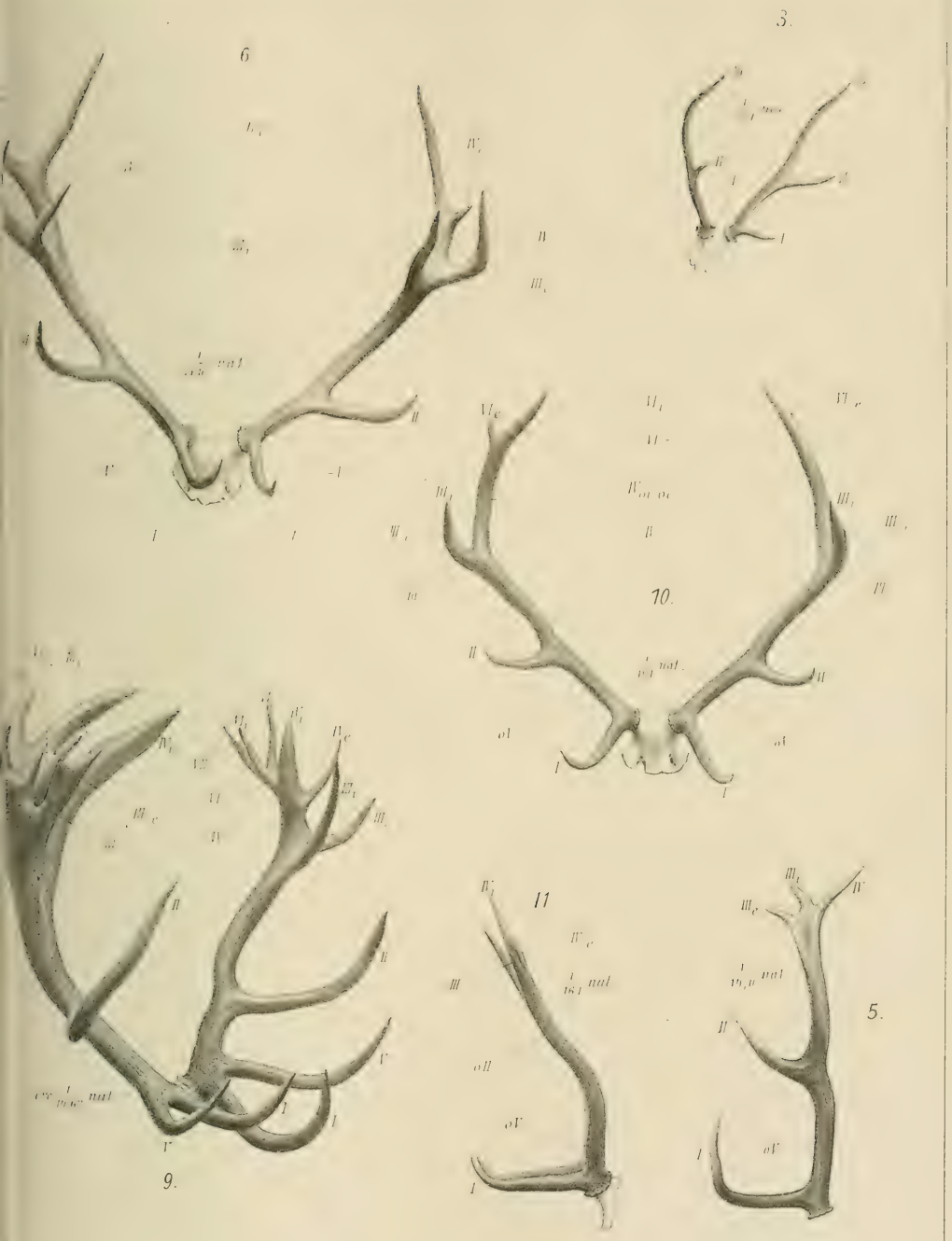

1.
nat

4.
nat.


2.
nat

nat
7.

nat
8.



...nn in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IV.

Alle Abbildungen stellen vom Verfasser im Verein mit dem h. o. Kammerphotographen Herrn J. Krzanowski photographisch aufgenommene Geweihe des Edelhirsches dar.

In denselben bedeutet durchweg:

I Augsprosse,
II Mittelsprosse,
III Vordersprosse der distalen Gabel,
IV Hintersprosse » » »
V Eissprosse,
III_i innere Zinke der ersten Kronengabel,
III_e äußere » » » »
IV_i innere » » zweiten Kronengabel,
IV_e äußere » » » »
VI distales Ende des dritten Kronentypus,
VI_i innere Zinke der dritten Kronengabel,
VI_e äußere » » » »
VII distales Ende des fünften Kronentypus,
2 vor dem Zeichen = doppeltes Auftreten der betreffenden Sprosse,
— vor dem Zeichen = Andeutung der betreffenden Sprosse,
0 vor dem Zeichen = Fehlen der betreffenden Sprosse,
2 als Index = Gabelung der betreffenden Sprosse.

Fig. 1. Hyperplastisches Spießergeweih eines Edelhirsches aus dem Bukowinaer Flachland. Vor dem Abwerfen stehend, ist die Demarkationslinie innerhalb des Geweihansatzes an beiden Stirnzapfen zu sehen. 1/14,16 natürl. Größe.

Fig. 2. Atavistisches Gabelgeweih eines im Vorgebirge der Karpathen bei Kloster-Putna erlegten Edelhirsches, das mit jenem des obermiozänen *Dicrocerus elegans* Lart. die größte Ähnlichkeit hat (überaus hoher Ansatz der Augsprossen (*I*). 1/14,16 natürl. Größe.

Fig. 3. Edelhirschgeweih der dritten Stufe (Zweigabelgeweih) mit abnorm kleiner Augsprosse (—*I*) an der rechten Stange, aus Sucevița (Karpathen-Vorgebirge). 1/16,1 natürl. Größe.

Fig. 4. Normales Edelhirschgeweih vom ersten Kronentypus. 1/14,16 natürl. Größe.

Fig. 5. Linksseitiger Geweihabwurf eines Edelhirsches (der geringen Gebirgs-Rasse) aus Sucevița vom ersten Kronentypus mit fehlender (0 *V*) jedoch durch den geraden Verlauf beziehungsweise die kaum merkliche Knickung des korrespondierenden Stangenteils angedeuteter Eissprosse und hyperplastischer Augsprosse (*I*). 1/14,16 natürl. Größe.

Fig. 6. Edelhirschgeweih vom zweiten Kronentypus mit kaum angedeuteten Eissprossen (—*V*) aus Neu-Hütte am Fuße der Karpathen. Der gleiche Typus der Kronen ist trotz des verschiedenen Baues deutlich zu erkennen. Die Augsprossen sind verhältnismäßig schwach entwickelt. 1/14,16 natürl. Größe.

Fig. 7. Subfossile linke Geweihhälfte aus den Alluvionen des Pruthflusses bei Lehuceni-Teutului (Flachland), aufbewahrt im zoologischen Museum der h. o. Universität. Typische Form der dritten Kronenstufe, wiewohl die äußere Zinke (*III–e*) der Vordergabel nur sehr schwach entwickelt ist. 1/16,1 natürl. Größe.

Fig. 8. Verschiedenartig hyperplastisch entwickeltes Edelhirschgeweih vom vierten Kronentypus mit reduzierter rechter Krone, welche jedoch durch akzessorische Gabeln und Sprossen rekompensiert ist, aus Lopuschna (Karpathen-Vorgebirge) stammend. Befindet sich in der Privatsammlung des Herrn Oberforstrates W. Eckel. 1/12,4 natürl. Größe.

Fig. 9. Auf etwa 1/3 reduzierte Kopie des auf Taf. IX in Meyers »Hirschgeweihsammlung im königl. Schlosse zu Moritzburg bei Dresden« in etwa 1/4 natürlicher Größe dargestellten Geweihes vom fünften Kronentypus mit hyperplastisch verlängerten Primärsprossen und hyperplastisch entwickelter rechter Krone. In der linken Krone sind aufs deutlichste die drei hintereinander folgenden Gabeln (*IIIie*, *IVie*, *VIie*) und die Fortsetzung der Stange als Sprosse (*VII*) zu erkennen. In der rechten Krone ist, wenn man von den hyperplastischen Bildungen absieht, der gleiche Typus wie in der linken Krone zu erkennen. Ca. 1/14,62 natürl. Größe. Das Gewicht desselben beträgt ca. 12 kg.

Fig. 10. Regressiv entwickeltes dem vierten Kronentypus entsprechendes Geweih eines kapitalen vom Verfasser in Kloster-Putna erlegten Edelhirsches. Die fehlenden Eissprossen (0 *V*) sind durch eine schwache Einknickung der Stange angedeutet; ebenso die fehlende zweite Kronengabel (*IVo i, o e*). Übrigens geht letzteres auch aus dem übermäßig weiten Abstand der terminalen Gabel (*VIie* | *VIi–e*) vom Gabelstiel (*III*) der beiderseits durch (*IIIi–e*) angedeuteten Gabel. In der linken reduzierten Krone ist die distale äußere Gabelsprosse (*VI–e*) bloß angedeutet. Gewicht des Geweihes über 6 kg. 1/16,1 natürl. Größe.

Fig. 11. Linke Abwurfstange eines Edelhirsches aus Kloster-Putna. Auch an diesem so einfachen Geweih läßt sich der hohe Typus, abgesehen von seiner Stärke, durch die folgenden angedeuteten Sprossen entnehmen. Die fehlende Eissprosse (0 *V*) ist, wenn auch nicht durch einen Knick, so doch durch den gerade verlaufenden Stangenteil, die fehlende Mittelsprosse (0 *II*) durch den deutlichen Knick der Stange, die distale Vordersprosse (Gabel) durch eine Kante (—*III*) und die distale Hintergabel durch die Innensprosse (*IVi*) und kantenartig entwickelte Außensprosse (*IV–e*) angedeutet. 1/16,1 natürl. Größe.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Kiefergelenks.

Von

Dr. med. Knut Kjellberg.

(*Aus dem Zootomischen Institut der Universität Stockholm.*)

Mit 8 Textfiguren.

In einer in schwedischer Sprache veröffentlichten Abhandlung mit obenstehendem Titel habe ich einen Teil derjenigen von mir ausgeführten embryologischen und vergleichend-anatomischen Untersuchungen des Kiefergelenks nebst den Schlußfolgerungen vorgelegt, welche aus diesen Untersuchungen hervorgegangen sind. Im nachfolgenden gebe ich eine kurzgefaßte Darstellung dieser Resultate.

Das Kiefergelenk wird, wie bekannt, sowohl bei den Säugetieren als auch bei den übrigen Gnathostomen von zwei Skelettkomponenten, einem kraniellen und einem mandibularen aufgebaut. Dazu kommt aber bei Säugetieren (mit wenigen Ausnahmen) ein Meniskus, eine Bildung, die sowohl bei Sauropsiden als auch bei Anamniern vermißt wird. Man hat sich also die Fragen zu stellen: Wie ist die Entstehung dieser Neubildung bei den Mammalia zu erklären? — Sind Menisken im allgemeinen als nur den Säugetieren zukommend anzusehen? — Sind die Kiefergelenke der Säugetiere, abgesehen vom Meniskus, denen der Sauropsiden homolog?

Die zweite dieser Fragen ist ohne weiteres mit Nein zu beantworten, da der Kniegelenkmeniskus sowohl bei Mammalia wie bei Sauropsiden zu finden ist.

Die dritte Frage steht in so engem Verbande mit der großen

Frage der Phylogenese der Gehörknöchelchen, daß sie nur im Zusammenhange mit dem Probleme abgehandelt werden kann, von dessen Lösung sie ihre Antwort gleichsam als ein Korollarium erhält.

In der Literatur habe ich nur drei Mitteilungen über die Phylogenese des Kiefergelenkmeniskus gefunden. Parsons[1] hat diese Neubildung bei einer großen Menge von Tieren studiert und scheint sich der Annahme zuzuneigen, daß der Meniskus bei den Säugetieren ein neuer Erwerb ist, und daß die Sauropsiden ein diesem homologes Organ vermissen. Der zweite Versuch, die Phylogenese des Kiefergelenkmeniskus klarzustellen, ist von Broom[2] gemacht worden, der auf Grund paläontologischer Studien die Hypothese aufstellt, daß das Quadratum bei den Mammalia durch »the interarticular cartilage« repräsentiert wird, welche er — wenn diese Hypothese sich bestätigte — »quadrate cartilage« benennen möchte. — Parker[3] spricht sich wie folgt aus: »From this (a large superficial slab of the primary lower jaw) is derived the hinder half of the ramus, by transformation of its substance in bone; and from this we get the cartilage, both of the condyle and the glenoid cavity and also the intervening ‚meniscus'.« Dieser Ausspruch Parkers scheint mir nur ein Vorschlag zur Erklärung der Entstehung des Kiefergelenkmeniskus zu sein.

Sind Parsons, Broom und Parker, soweit ich es übersehe, die einzigen, welche sich über die Herkunft des Kiefergelenkmeniskus äußern, so sind die Versuche zur Erklärung der Phylogenese des Kiefergelenks (als Ganzes) um so zahlreicher. Die Erklärung für dieselbe wird, — wie ich schon erwähnt habe, — immer von dem Standpunkte abhängig gemacht werden, welchen man zur Lehre von der Phylogenese der Gehörknöchelchen (besonders Hammer und Amboß) einnimmt.

Betreffend die Geschichte dieser Frage verweise ich auf Gaupp[4]. Bei meinen Untersuchungen über die Entwicklung des Kiefergelenks, deren Resultate in dieser Abhandlung vorliegen, bin ich

---

[1] Parsons, The joints of Mammals compared with those of Man. Journ. of Anat. and Phys. 1899. Vol. XXXIV.

[2] Broom, On the fate of the quadrate in Mammals. The Annals and Magazin of Natural History. 1890. Vol. VI.

[3] Parker, On the structure and development of the skull in mammalia. Pt. II. Edentata. Phil. Trans. Roy. Soc. 1886. Vol. 176.

[4] Gaupp, Ontogenese und Phylogenese des schallleitenden Apparates bei den Wirbeltieren. Anat. Hefte. Bd. VIII. 1898.

von der bisher allgemein angenommenen Hypothese ausgegangen, daß von den Gehörknöchelchen der Säugetiere Hammer und Amboß dem Artikulare und Quadratum der Sauropsiden homolog sind. Sowohl embryologische als auch vergleichend-anatomische, von den verschiedenen Forschern aufgeführte Tatsachen scheinen mir für die genannte Hypothese zu sprechen. Demzufolge huldige ich auch der Ansicht, daß das Kiefergelenk bei den Mammalia eine neue Einrichtung und keineswegs homolog mit dem Gelenke bei den Sauropsiden ist. Es liegen indessen gewisse embryologische Erscheinungen vor, welche bei flüchtiger Betrachtung gegen die zuletzt angeführte Ansicht zu sprechen scheinen. Beim Embryo des Menschen und Kaninchens tritt nämlich im hinteren Teil des Unterkiefers eine Knorpelmasse auf, welche an der Stelle des spätern Condylus sich findet und nach vorn scharf gegen den von intermembranösen Knochen gebildeten, zahntragenden Teil des Unterkiefers begrenzt ist. In diesem Knorpel ist man leicht versucht, ein Homologon zum Artikulare der Sauropsiden zu vermuten, welches gerade zum Unterschiede des sekundär gebildeten Dentale ein knorpelig-präformierter Knochen ist. In einem meiner Präparate von einem menschlichen Embryo[1] zeigt die betreffende Partie ein Aussehen, auf welches Bruchs[2] Beschreibung der Ontogenese des Unterkiefers bei den Vögeln sehr wohl paßt. Nach ihm ist das Artikulare bei Vögeln ein Primordialknochen, während die übrigen besonderen Knochen, welche bei den Vögeln den Unterkiefer aufbauen, Deckknochen sind.

Wenn dieses Knorpelgebiet (beim Menschen und Kaninchen) sich dem Artikulare homolog zeigen würde, wo wäre dann der Repräsentant des Quadratums zu suchen? vielleicht im Meniskus, wie Broom[3] vorgeschlagen hat, oder in der Pars zygomatica des Schläfenbeins, wie Albrecht[4], Baur[5], oder Dollo[6] zu beweisen suchten. Da aber das Quadratum bei den Sauropsiden knorpelig präformiert

---

[1] Siehe später.

[2] Bruch, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Knochensystems. Neue Denkschrift der allgem. Schweizer Ges. f. d. ges. Naturwissenschaft. Zürich 1852.

[3] Broom, On the fate of the quadrate in Mammals. The Annals and Magazin of Natural History. 1890. Vol. VI.

[4] Albrecht, Sur la valeur morphologique de l'articulation mandibulaire etc. 2ième édit. 1883.

[5] Baur, On the quadrate in the Mammalia. Quart. Journ. Micr. Sc. 1887.

[6] Dollo, On the Malleus of the Lacertilia etc. Quart. Journ. Micr. Sc. 1883. Vol. XXXIII.

ist, so müßte, wenn die Annahme Brooms richtig wäre, ontogenetisch Knorpel im Meniskus des Menschen und Kaninchen zu finden sein, was nicht der Fall ist[1]. Gegen die Theorie Albrechts und der andern Autoren möchte ich einwenden, daß die Pars zygomatica des Schläfenbeins ein sekundärer Knochen ist. Möglicherweise könnte nun dem Quadratum die Knorpelbekleidung entsprechen, welche von einigen Verfassern[1] an dem Gelenkteile des Schläfenbeins erwähnt wird, deren Dasein jedoch äußerst problematisch ist.

An diese im hinteren Teile des Unterkiefers des Menschen- und Kaninchenembryos befindliche Knorpelpartie knüpft sich, abgesehen von der eben erwähnten Frage ihrer Phylogenese, ein neues Problem an und zwar die Ontogenesis des Unterkiefers.

Die Frage der Art und Weise der Verwandlung des Knorpels des Unterkiefers in Knochen spielt bei meinen hier niedergelegten Untersuchungen keine Rolle für weitere Schlußfolgerungen. Es ist genügend zu wissen, 1) daß sich in der Condylusgegend während des Embryonalstadiums und auch später Knorpel vorfindet, der allmählich ganz und gar oder zum allergrößten Teil verschwindet, 2) daß dieser nach der Gelenkhöhle zu liegende Knorpel immer mit Perichondrium bekleidet ist. Daß auch die Gelenkpartie des Schläfenbeins mit Bindegewebe bekleidet ist, ist unbestritten.

Die darin sich äußernden Zustände, daß die Gelenkflächen beim ersten Zustandekommen der Gelenkhöhle und auch in späterer Zeit von Bindegewebe überkleidet sind, und daß der eine Gelenkkomponent ein Deckknochen ist[2], unterscheiden das Kiefergelenk von den meisten andern Gelenken.

Die Ontogenese der Gelenke ist Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen, welche im allgemeinen den Verhältnissen der Extremitäten gegolten haben. Darin nun sind die Forscher im großen und ganzen einig, daß zwischen den Knorpelstücken des Primordialskelettes indifferente »Zwischenzonen« liegen, in welchen sich nicht nur die Gelenkspalte bildet, sondern auch Menisken und intraartikulare Bänder »in loco« entstehen. Diese Bildungen sind als Verdichtungen in dem indifferenten Gewebe weit eher bemerkbar als die Gelenkhöhle selbst. Die an die Gelenkhöhlen grenzenden

[1] Siehe später.

[2] Beim Eidechsenembryo dagegen findet man die Kiefergelenke von zwei unstreitigen Knorpelstücken zusammengesetzt, welche dicht aneinander liegen. (Siehe weiter unten.)

Knorpelflächen sind, wenigstens wenn das Gelenk voll entwickelt ist, in der Regel nackt.

Unter allen Umständen entbehren die fertig gebildeten Gelenkoberflächen bei den Extremitäten jeder Bindegewebebekleidung, wenigstens an den Stellen, wo unter gewöhnlichen Umständen ein Kontakt stattfindet.

Das ist nun aber nicht bei allen Gelenken der Fall. Hertwig[1] weist darauf hin, daß, ebenso wie man zwischen knorpelig und bindegewebig präformierten Knochen unterscheide, man auch zwischen Gelenkenden mit Überzug von hyalinem Knorpel und solchen mit Überzug von »faseriger Bindesubstanz« unterscheiden müsse.

Über die Entstehung der Menisken sagt Hertwig, daß, wenn die werdenden Gelenkoberflächen nicht kongruieren, Reste der zellenreichen Zwischensubstanzen übrig bleiben, welche im Falle der Erhaltung in ganzer Ausdehnung, einen bindegewebsknorpeligen Meniskus bilden. Die Menisken sind aber ohne Zweifel schon angedeutet, ehe die Gelenkhöhle entstanden ist, und demnach nicht als Reste, sondern als Differenzierungen in der »zellenreichen Zwischensubstanz« gebildet.

Die Auffassung Hertwigs, die Entstehung der Menisken betreffend, dürfte eher auf diejenige der Synovialfalten passen. Schulin[2] sagt über den Unterschied zwischen dem Kniegelenkmeniskus und den letztgenannten Bildungen, daß er »nur in der histologischen Differenzierung beruht, welche dort zu hartem Faserknorpel, hier zu lockerem, oft fetthaltigem Bindegewebe erfolgt«.

Ehe ich meine eignen Untersuchungen vorlege, möchte ich an die heutige Beurteilung zweier Bildungen erinnern, deren Zusammenhang mit meinen Kiefergelenkstudien ich später zu erörtern habe. Ich meine den Musculus pterygoideus externus und das Ligamentum mallei anterius.

Über den ersteren sagt Hyrtl[3]:

»Tiere, welche der Vor- und Rückwärtsbewegung des Kiefers ermangeln, wie die Fleischfresser, werden deshalb des Pterygoideus verlustig.«

---

[1] Hertwig, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. 6. Aufl. 1898.

[2] Schulin, Über die Entwicklung und weitere Ausbildung der Gelenke des menschlichen Körpers. Arch. f. Anat. u. Phys. 1879.

[3] Hyrtl, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 20. Aufl. 1889.

Leche[1] gibt dagegen an, daß der fragliche Muskel bei Carnivora zu finden ist, obgleich er bei diesen bedeutend schwächer ist als der M. pterygoideus internus. Betreffend den Pterygoideus bei den Sauropsida habe ich folgende Angaben gefunden. Gegenbaur[2] beschreibt bei den Sauriern eine bedeutende Muskelmasse, welche auf der medialen Seite des Unterkiefers liegt und von diesem nach dem Pterygoid zieht. Diese Muskelmasse zeigt eine sehr verwickelte Struktur und kann in mehrere Abteilungen eingeteilt werden, von welchen jedoch keine mit dem Pterygoideus externus oder internus der Säugetiere verglichen werden kann. Hoffmann[3] beschreibt einen Muskel, der vom Transversum, den angrenzenden Teilen des Maxillare und der unteren Fläche des Pterygoids entspringt. Diesen Muskel nennt er »Musc. transverso-maxillo-pterygo-mandibularis = Musc. pteryg. ext. (v. Teutleben)«.

Ligamentum mallei anterius betrachten Verga[4] und Urbantschitsch[5] als ein Überbleibsel des Meckelschen Knorpels. Nach dem ersteren zieht es nach vorwärts und setzt sich in das Lig. spheno-mandibulare (longum) fort, Verga benennt beide zusammen als Lig. malleo-maxillare und betrachtet dieses in seiner Gesamtheit als ein Überbleibsel des Meckelschen Knorpels. Die den Knorpel umgebende fibröse Scheide deutet Sutton[6] als Lig. spheno-mandibulare (longum). Laut Broman[7] entwickeln sich die übrigen Ligamente erst nach der Verknöcherung, das Lig. mallei ant. dagegen zeitiger. Ihr Auftreten fällt mit der Resorption des Meckelschen Knorpels zusammen. In der Peripherie desselben und zwar an der Stelle der resorbierten Knorpelzellen, trifft man schon zu Anfang des fünften Monats starke Bindegewebsfasern.

Nach Henle[8] ist das Lig. mallei ant. identisch mit dem »Musc. laxator tympani.« Henle weist (1893) darauf hin, daß, seitdem das Mikroskop zu Hilfe gekommen ist, nur noch C. Krause, Moskwin und Hyrtl die Existenz dieses Muskels befürworten.

---

[1] Leche, Bronns Klassen und Ordnungen. Bd. 6. Abt. 5. 1889.

[2] Gegenbaur, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 1898.

[3] Hoffmann, Bronns Klassen und Ordnungen. Bd. VI. Abt. 3.

[4] Verga, Über das Ligamentum malleo-maxillare. Ref. i. Arch. für Ohrenheilkunde. 1867.

[5] Laut Testut.

[6] Sutton, On the nature of certain ligaments. Journ. of Anat. and Phys. 1885.

[7] Die Entwicklungsgesch. der Gehörknöchelchen beim Menschen. 1899.

[8] Henle, Handbuch der Bänderlehre des Menschen. 2. Aufl. 1872.

Henle hat keine Muskelfasern in den Strängen finden können, welche von der Spina angularis nach der Fissura petroso-tympanica gehen.

Im Jahre 1889 schreibt jedoch Hyrtl[1]:

»Der nur von wenig Anatomen noch angeführte Laxator tympani, welchen man von der Spina angularis des Keilbeins entspringen und durch die Glaserspalte zum langen Fortsatz des Hammers gehen ließ, kann nicht mehr zugelassen werden. Ich habe mich erst spät überzeugt, daß seine Fasern keine Muskelfasern, sondern Bindegewebe sind, und zwar das gleich zu erwähnende Ligamentum mallei anterius, — — — welches eine von der Spina angularis ausgehende, und durch die Fissura Glaseri in die Trommelhöhle gelangende Bandmasse zu einem Grübchen an der lateralen Fläche des Hammerkopfes geleitet — — —.«

Schäfer[2] sagt, daß dieses Ligament »connects the base of processus gracilis and the anterior part of the malleus *above* this process with the anterior wall of the tympanum close to the Glaserian fissure. The part of the ligament which passes out of the Glaserian fissure was long thought to be muscular (laxator tympani auct.), but most observers agree in denying the existence of muscular tissue in this situation«.

Nach Moskwin[3] befestigt sich das Ligament unter anderen an die hintere Kante des Meniskus und nach Verga[4] an die vordere Wand der Gelenkkapsel.

Eigene Untersuchungen.

Mein Untersuchungsmaterial bestand teils aus Kiefergelenken von menschlichen Embryonen (5 Stadien) und Kaninchen (4 Stadien), sowie aus einem Embryo von Lacerta, teils aus Menisken von erwachsenen Menschen, Rindern, Ratten, Igel, und Dachs, ferner aus den Gelenkknorpeln von den zwei erstgenannten und schließlich aus zum Vergleiche dienenden Knie- und Sternoclaviculargelenken von einem auch auf das Kiefergelenk untersuchten menschlichen Embryo. Alle Präparate sind nach vorhergehender Härtung, Färbung und Paraffineinbettung von mir geschnitten und mikroskopisch untersucht worden. Außerdem habe ich die Kiefergelenke und deren Umgebung

[1] Angef. Arb.

[2] Schäfer, Quains Elements of Anatomy. 1894. Vol. III. pt. 3.

[3] Moskwin, Wiener med. Wochenschr. 1869. Nr. 38.

[4] Angef. Arb.

makroskopisch bearbeitet und besonders den Musculus pterygoideus externus beim Menschen, Rind, Schwein, Hund, Dachs, Schnabeltier und bei der Katze untersucht. Von den vier erstgenannten und von der Katze wurden gefrorene Sägeschnitte durch das Kiefergelenk angefertigt.

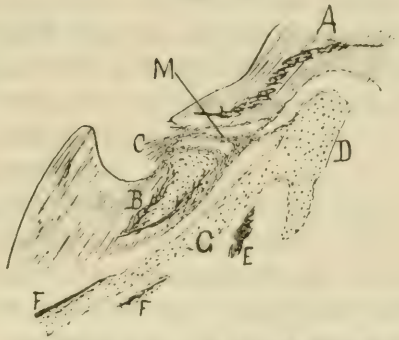
Ich gehe von den embryologischen Befunden aus und beginne die Darstellung mit solchen vom Menschen.

Bei dem 55 mm großen Embryo tritt der Meniskus als eine nach oben und unten, aber nicht nach den Seiten wohl begrenzte Verdichtung in dem zwischen den Gelenkkörpern liegenden Blastem auf und zeigt sich von denselben Gewebselementen aufgebaut, wie die Bekleidung der zukünftigen freien Flächen der beiden Gelenkkörper (d. h. sowohl der kraniellen als auch der mandibulären Skelettkomponenten). Die Gelenkhöhlen sind noch nicht vorhanden. Nur an der Stelle der unteren ist eine schwache Andeutung einer Spalte vorhanden. Nach den Seiten zu geht der werdende Meniskus in das Perichondrium des Condylus über und steht dadurch mit dem M. pterygoideus externus in Verbindung. Direkte Verbindungsfäden sind in diesem Präparate nicht wahrnehmbar. Der Meniskus geht teilweise ohne bestimmte Grenze in das umgebende Gewebe über. Verfolgt man die Schnittserie nach hinten, so ist die erwähnte Verdichtung überall, auch hinter dem Condylus, zu bemerken, und zwar distinkt gegen die werdende obere Gelenkhöhle, undeutlich nach unten und nach den Seiten zu. Nach unten geht die verdichtete Zone in das verdichtete Gewebe und den Meckelschen Knorpel über. An der Stelle des werdenden Squamosum sind Deckknochen sichtbar. Der Condylus besteht zum größten Teile aus einem Blastem mit dicht beieinander liegenden, runden Kernen; er grenzt sich gegen die Umgebung mittels noch dichter gehäuften Zellen mit spindelförmigen Kernen ab. In der Mitte enthält der Condylus eine unbedeutende Knorpelpartie, zu welcher von unten her eine dünne Deckknochenleiste aufsteigt. Irgend welche Andeutung einer Kapsel ist nicht wahrzunehmen; das Blastem zwischen Squamosum und Condylus geht ohne Grenze in die seitlichen Umgebungen über. Die Gelenkflächenform zeigt sich im Frontalschnitt für die untere schwach konvex, für die obere eben.

Das Kiefergelenk bei einem Embryo von 76 mm (Fig. 1) zeigt zwei spaltförmige Höhlungen, die durch eine Bindegewebslamelle (Meniskus) von gleichem mikroskopischen Bau wie demjenigen der Bekleidung der beiden Gelenkkörper geschieden sind. In diese Lamelle gehen die Fasern des M. pterygoideus externus über. Die

Lamelle selbst strahlt hinten nach drei Richtungen aus; sie zieht nach oben und unten; sie geht ferner in das Periost des Schläfenbeins und Unterkiefers über und bildet dadurch die hintere Wand der Kapsel. Sie geht teilweise in ein distinktes Faserbündel über, das sich nach vorn bis zum Kopfe des Hammers begibt und dort unmittelbar oberhalb des MECKELschen Knorpels in dessen Perichondrium fortgesetzt ist. Die Schnittfläche des Condylusknorpels ist birnenförmig, mit der Spitze nach unten vorwärts und mit der Basis gegen die Gelenkfläche gerichtet, nach welcher hier die Zellen von der abgerundeten Form mehr und mehr in Spulenform übergehen, bis sie durch ein Blastemlager von dem Bindegewebe auf der Gelenkoberfläche geschieden werden. Der Knorpel ist noch intakt, seine Spitze ist von einem Lager perichondralen Knochens umgeben, der sich verschmälernd längs der Seiten des Knorpels gegen den Condylus hin erstreckt. Als Deckknochen treten das Tympanicum, Anlagen längs der oberen und unteren Kante des MECKELschen Knorpels, und schließlich das Squamosum hervor. Die vordere Wand der Kapsel wird dadurch angelegt, daß die von vorn zum Meniskus gehenden Bindegewebsfäden vor den Gelenkhöhlen ausstrahlen und in das Bindegewebe um das Squamosum und den Condylus übergehen. Die Gelenkfläche des Squamosum ist eben wie auch die freie Gelenkfläche des Condylus, welcher im großen ganzen nach oben konvex ist. Vom Tuberculum articulare ist keine Andeutung zu sehen, ebensowenig wie vom Conus articularis.

Fig. 1.

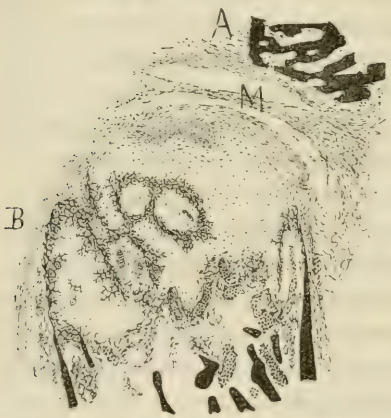


Sagittalschnitt durch das Kiefergelenk eines menschlichen Embryos von 76 mm Körperlänge. *A* Squamosum, *B* Condylus mandibularis, *C* Musc. Pteryg. ext., *D* Malleus, *E* Tympanicum, *F* Deckknochen des (*G*) MECKELschen Knorpels.

Dieselben Bilder, wie bei den nächst vorhergehenden Präparaten, zeigen sich beim Embryo von 90 mm. Der Pterygoideus externus geht in den Meniskus über, und dieser nach hinten zu in das Perichondrium des Hammers. Auch hier sind keine in den Condylusknorpel einwachsende Blutgefäße zu sehen. Dieser ist nach unten und längs der Seiten von angelagerten Knochen umgeben. In bezug auf die Kapsel und die Form der Gelenkflächen zeigen sich hier dieselben Verhältnisse wie beim Embryo von 76 mm.

Beim Embryo von 180 mm besteht der Meniskus aus demselben Gewebe wie demjenigen auf den werdenden beiden Skelettkomponenten. Im Periost des Squamosum sowie im Meniskus ist hauptsächlich langgefasertes Bindegewebe zu sehen, ebenso in der äußeren Schicht des Condylus. Unter der letztgenannten trifft man quergefasertes Bindegewebe und darunter Knorpel an. Nach den Seiten zu geht der Meniskus in die Bindegewebsbekleidung des Condylus und des Squamosum über, wodurch die Kapsel angelegt wird. Außerdem ist im Blastem längs der lateralen Seitenpartie des Kiefers eine Verdichtung von oben nach unten gehender Bindegewebsfasern zu sehen, die in das Periost des Squamosum und des Condylus übergehen. Ein Übergang des Meniskus nach hinten in das Perichondrium des Meckelschen Knorpels ist hier nicht zu bemerken. Der Pterygoideus externus befestigt sich sowohl am medialen Teile des Meniskus als auch am Condylus. Der Condylusknorpel ist unten zerstört und von Knochen ersetzt, womit in denselben von seiner oberen Fläche aus eine mit dem Perichondrium zusammenhängende Bindegewebsmasse eindringt. In dieser sind jedoch keine Gefäße zu entdecken, ebensowenig wie Knochensubstanz in ihrer Peripherie. Knorpel ist im Squamosum nirgends zu finden, weder in denen am meist medial gelegenen Teile noch in seiner Peripherie. Die Form der Gelenkflächen entspricht der beim menschlichen Embryo von 55 mm angedeuteten.

Fig. 2.



Sagittalschnitt durch das Kiefergelenk eines menschlichen Embryos von 335 mm Länge. *A* Squamosum, *B* Condylus mandibularis (hinterer Rand), *M* Meniskus.

Beim Embryo von 335 mm (Fig. 2) beginnt der Condylusknorpel zerstört und von Knochen ersetzt zu werden. Teils wachsen Gefäße in denselben von unten her hinein, wobei der Knorpel zerfällt und von Knochenbalken ersetzt wird, welche von unten nach oben ein immer größeres Gebiet einnehmen. Teils wachsen Gefäße und Bindegewebe vom Perichondrium aus hinein, und zwar das auch von demjenigen Perichondrium, welches die Gelenkhöhle begrenzt. In der Umgebung dieser Gefäße er-

scheint der Knorpel zerstört, und (neugebildetes) Knochengewebe ist an der Grenze derartiger Partien und an dem zunächst liegenden Knorpel zu bemerken. Außerdem ist periostal gebildeter Knochen unterhalb des »Condylus« wahrzunehmen. Das Perichondrium zeigt sich als aus einem ziemlich mächtigen Lager langfaserigen Bindegewebes bestehend, von dessen spindelförmigen Kernen das äußerste Knorpellager einen Übergang zu den tiefer liegenden, runden Knorpelzellenkernen bildet. Die Kontur des Perichondriums nach der Gelenkhöhle hin ist hier und da gegen den Knorpel hin in scharfe Falten gelegt.

Das Squamosum zeigt sich als ein Deckknochen, doch nicht in seiner ganzen Ausdehnung. Es ist nach der Gelenkhöhle hin mit einem Periost bekleidet, das weniger kompakt erscheint, im übrigen aber dem Condylus-Perichondrium ähnelt. In den am weitesten medialen Teilen dieses Knochens findet man eine Knorpelpartie zwischen den Knochen und das die Gelenkhöhle begrenzende Periost eingeschoben.

Der Meniskus ist reich an längs- und querdurchschnittenen Kernen, welche durcheinander gemischt sind, und reich an Bindegewebsfasern, welche zwischen den Zellen in verschiedenen Richtungen verlaufen. Im übrigen ist sein Bau homogen, irgend welcher Unterschied zwischen oberflächlichen und tiefen Partien ist nicht zu bemerken.

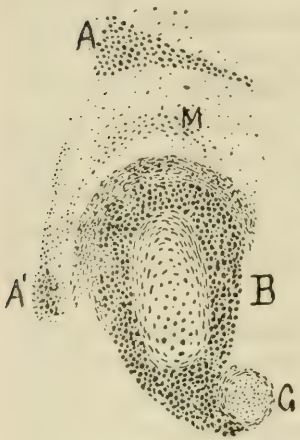
Vom Pterygoideus externus sind direkt in den Meniskus übergehende Fäden sichtbar. Der Winkel zwischen diesen und denjenigen, welche sich am Condylus befestigen, ist von einem dünnen Bindegewebe ausgefüllt, welches gegen das Lumen der Gelenkhöhle mittels eines einfachen Lagers platter, zusammenhängender Zellen begrenzt ist. Diese gehen in das äußerste Lager des Condylus und Meniskus über. Nach hinten zu setzt sich der Meniskus in das Condylus-Perichondrium fort. An der hinteren und vorderen Begrenzung der Gelenkhöhle sieht man die von außen gegen sie ziehenden Bindegewebsfasern mit einer zusammengerafften, zackigen Kante schließen. Andeutungen eines Tuberculum articulare und eines Conus articularis bestehen nicht. Der kranielle Gelenkteil ist schwach konkav, der mandibulare stark konvex.

Die Untersuchung von Kaninchenembryonen hat folgende Resultate ergeben[1]:

[1] Es sind untersucht worden drei Serien von Frontal- und zwei von Sagittalschnitten.

Bei einem Embryo von 27 mm findet man im hinteren Teile des Unterkiefers einen ovalen Knorpel (Fig. 3), umgeben von einem breiten Blastemlager mit dichtliegenden, großen Kernen. Ein ebenso breites Lager kleinerer, spindelförmiger Kerne umgibt hufeisenförmig den oberen Teil des genannten Knorpels. Eine Strecke weit oberhalb des letztgenannten bemerkt man aufs neue eine Verdichtung im Gewebe, ähnlich dem Blastem, welches den Kieferknorpel zunächst umgibt. Dieses Blastem bezeichnet den Platz des werdenden Squamosum. Zwischen diesem und dem hufeisenförmigen Lager liegt ein Blastem mit auffallend spärlich vorhandenen Zellen, und in diesem Blastem ist es, wo sich das eigentliche Kiefergelenk später bildet. Diese Gelenkpartie wird nach außen hin von einem Bande dichterliegender Kerne begrenzt, welche vom lateralen Ende des Squamosum-Blastems ausgeht und hinunter zu einem kleineren, ovalen Gebiet großer, dichtliegender Kerne zu verfolgen ist. Die Lage dieses Bandes befindet sich in gleicher Höhe mit der Mitte des Kieferknorpels. Die ovale Partie entspricht einem Teile des sich anlegenden Squamosum, nämlich dem beim Kaninchen vom hinteren Teile des Jochbeinbogens ausgehenden, nach hinten und unten gerichteten Ausschnitte. Er wird in der folgenden Beschreibung der Kürze wegen »Anhang des Squamosums« benannt werden. Von dessem oberen Ende medial um das Band, welches ihn mit der Hauptpartie des Squamosum vereinigt, ist eine Kernverdichtung, der werdende Meniskus, ersichtlich. Er erstreckt sich in einem Bogen nach oben und innen und liegt dort ungefähr in der Mitte des Blastems der Gelenkhöhle. Das Band zwischen Squamosum und dessen Anhang bildet einen Teil der Seitenbegrenzung der Gelenkhöhle. Sonst wird jede Kapselanlage vermißt, indem das Blastem der Gelenkhöhle sowohl medial als auch lateral ohne Grenze in die Umgebung übergeht. Die zukünftige Form der Gelenkflächen ist angedeutet.

Fig. 3.

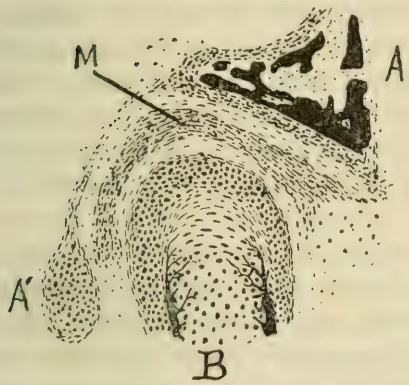


Frontalschnitt durch das Kiefergelenk eines Kaninchenembryos von 27 mm Länge.
A Squamosum, *A'* Sein »Anhang«, *B* Condylus mandibularis, *G* Meckelscher Knorpel, *M* Meniskus.

Embryo von 43 mm (Fig. 4). In der Hauptpartie des Squamosum

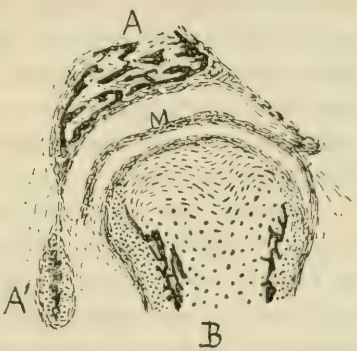
befinden sich Knochen, ebenso in den Seitenrändern des Kieferknorpels, die von unten nach oben zerstört und von Knochen (Fig. 4) ersetzt sind. Mittels eines Blastems mit dünnen Zellkernen vom Perichondrium des Kiefers, sowie vom Periost des Squamosum und dessen Fortsetzung nach dem »Anhange« geschieden, erscheint eine durch runde und längliche, dicht gedrängte Kerne erkennbare Partie — die Meniskusanlage — welche mit ziemlich scharf begrenzten Enden versehen ist, und einen mit der oberen Rundung des Kiefers gleichhohen Bogen bildet. Kapselanlagen und Gelenkflächen verhalten sich wie in den vorhergehenden Präparaten.

Fig. 4.



Frontalschnitt durch das Kiefergelenk eines Kaninchenembryos von 43 mm Länge. *A* Squamosum, *A'* sein »Anhang«, *B* Condylus mandibularis, *G* Meckelscher Knorpel, *M* Meniskus.

Fig. 5.



Frontalschnitt durch das Kiefergelenk eines Kaninchenembryos von 62 mm Länge. *A* Squamosum, *A'* sein »Anhang«, *B* Condylus mandibularis, *G* Meckelscher Knorpel, *M* Meniskus.

Embryo von 62 mm. Gelenkhöhlen offen. Der Meniskus zeigt dasselbe Gewebe wie das Perichondrium des Kiefers und das Periost des Squamosum. In beiden geht sein mediales Ende in scharfe Winkel über, welche mit nach der Gelenkhöhle zu gefranstem Bindegewebe erfüllt sind. Das laterale Ende des Meniskus schließt scharf ab; die seitlichen Zwischenräume sind mit gegen das Lumen der Gelenkhöhle gerichteten Bindegewebszügen ausgefüllt, welche nach der oberen Gelenkhöhle zu von einer einfachen Lage platter, zusammenhängender Zellen begrenzt sind. Der Condylusknorpel ist nur von unten aus, aber derartig zerstört, daß er im vordersten Teile des Condylus vor der vorderen Wand der Gelenkhöhle aufhört. Die ausgewachsene Form der Gelenkflächen ist deutlich zu erkennen (Fig. 5).

Embryo von 43 mm. Der Kieferknorpel zeigt viereckige Form mit gerundeten Ecken. Er ist intakt, mit Ausnahme des niederen Randes, der zerstört und durch Knochen ersetzt worden ist. Die gerundeten Kerne des Perichondriums liegen dichter nach der Peripherie hin, welche eine scharfe Grenze gegen die Umgebung bildet. Im Squamosum sind Verknöcherungen aufgetreten. Zwischen Periost und Perichondrium des Kiefers erscheint der Meniskus als eine längsgestreifte Bindegewebsmasse, ist von den erstgenannten im vordersten Teile oben und unten von helleren Streifen undeutlich geschieden und breitet sich nach hinten in das Blastem aus, welches die Stelle der zukünftigen Trommelhöhle ausfüllt und demnach mit dem Periost des Hammers zusammenhängt. Unmittelbar unterhalb des Anhanges des sich nach vorn fortsetzenden Hammers ist eine Deckknochenanlage sichtbar, welche das Os tympanicum ist. Das Periost des Squamosum spitzt sich nach vorn und unten zu und geht sowohl in den Meniskus, als auch zusammen mit derselben in das Condylus-Perichondrium über. Nach hinten zu fehlt (siehe oben) jegliche Andeutung einer Kapsel. Die zukünftige Form der Gelenkflächen ist angelegt.

Embryo von 49 mm. Der Kiefercondylus enthält im hinteren Teile ein Knorpelstück, welches an den Seiten und nach unten zu im Begriffe steht, zerstört und von Knochen ersetzt zu werden. Nach vorn wird es von einem Blastem fortgesetzt, dessen unter der Gelenkfläche zunächst liegender Teil im Übergange zu Knorpel begriffen zu sein scheint. Die Gelenkspalten sind vollständig entwickelt. In der unteren Spalte gehen dünne Läppchen zusammenhängender Zellen sowohl vom Kiefer-Perichondrium, als auch vom Meniskus aus. Letzterer zeigt dieselbe Struktur, wie die Bekleidung der zukünftigen Skelettkomponenten. Vorn geht der M. pterygoideus externus in den Meniskus über, der im ferneren Verlaufe unter stumpfem Winkel und mit scharfer Kontur, teils gegen die Gelenkspalte sich absetzt, teils in das Periost des Squamosum, teils unter spitzem Winkel und mit einigen wenigen Strängen in das Periost des Condylus übergeht. Nach hinten vereinigt sich der Meniskus einerseits unter spitzem Winkel mit dem Periost des Squamosum, andererseits unter stumpfem Winkel und mit zerfaserter Kante mit dem Perichondrium des Condylus. Er verbreitet sich diffus in das die Trommelhöhle ausfüllende Blastem. Os tympanicum und Gelenkflächenformen verhalten sich wie in dem vorhergehenden Präparate.

Zum Vergleiche mit den eben beschriebenen Objekten, welche von Säugetierembryonen herstammen, habe ich die entsprechenden Partien eines Eidechsenembryo von 17 mm (*Iguana tuberculata*) untersucht. Hier wird das Kiefergelenk zwischen zwei Knorpelstücken (Quadratum und Artikulare) angelegt, die voneinander und von der Umgebung durch ein Lager dichtliegender Zellen ohne bemerkbare Zwischensubstanz geschieden sind. Der M. pterygoideus (externus) befestigt sich ausschließlich an dem Artikulare.

Obgleich die Phylogenese des Sternoclavicular- und Kniegelenkmeniskus eine ganz andere als die des Kiefergelenkmeniskus ist, so habe ich es doch als angemessen gefunden, hier im Zusammenhange einen Blick auf deren Ontogenese zu werfen. Deshalb untersuchte ich die fraglichen Gelenke bei einem menschlichen Embryo von 76 mm Länge, bei welchem folgende Verhältnisse zu finden sind:

Sternoclaviculargelenk: Beide Gelenkhöhlen sind entwickelt. Die zwei Knorpelstücke, welche das Gelenk bilden, sind intakt und gegen die Gelenkspalten von einem Lager langgestreckter und dicht beieinander liegender Zellen begrenzt. Der Übergang derselben in die Knorpelzellen ist ein allmählicher. Der Meniskus erweist sich ähnlich wie das eben erwähnte Grenzlager gebaut; er enthält außerdem zahlreiche runde Zellenkerne und geht scharfwinklig in das Perichondrium der beiden Gelenkflächen über. Eine Ausnahme besteht jedoch an der medialen Verbindung mit der Clavicula, wo der Winkel stumpfer ist und die Kante gegen das Lumen nicht besteht. Die Gelenkfläche der Clavicula ist konkav, diejenige des Brustbeins konvex.

Kniegelenk: Das knorpelige Femur steht zur knorpeligen Tibia in rechtwinkliger Beugestellung. Beide hängen in der Mitte zusammen, werden aber nach beiden Seiten hin durch offene Gelenkhöhlen getrennt, in welche dreieckige Gewebsmassen (die späteren Menisken) frei von der vorderen und hinteren Kapselwand hineinragen. Der vordere Meniskus endigt hinten mit freier Spitze. Der hintere Meniskus geht vorn in das Grenzlager zwischen beiden Knorpeln über. In den Menisken und im Grenzlager, ebenso wie in den Kanten des Knorpels, bemerkt man dichtliegende runde Zellkerne, ähnlich den Kernen des Knorpelgewebes an anderen Stellen. In der Kapsel, einer Fortsetzung des Bindegewebes nächst dem

Perichondrium, überwiegen langgestreckte Kerne; sie geben der Kapsel ein langstreifiges Aussehen. In der Kapselwand liegen die Kerne bedeutend spärlicher als im Meniskus. Die Übergänge der Kapsel in die freien Gelenkflächen sind spitz, die Konturen gegen die Gelenkspalte sind nicht scharf. Die typische Form der späteren Gelenkflächen ist bereits deutlich ausgesprochen.

Um die Frage sowohl vom Bau des ausgewachsenen Meniskus, als auch vom Vorkommen von Knorpel in der Gelenkpartie der ausgewachsenen Skelettkomponenten zu beleuchten, habe ich die im folgenden beschriebenen Präparate untersucht.

Kiefercondylus von erwachsenen Menschen: Die Gelenkfläche ist von einem Bindegewebelager mit meistenteils groben, längsziehenden Faserbündelchen bekleidet. In ihm sind aber auch schräg durchschnittene, feinere Bündelchen enthalten. Bindegewebe und Sehnenzellen, sowie vereinzelte oder gehäufte Knorpelzellen mit deutlicher Kapsel kommen ebenfalls vor. Dieses Bindegewebelager liegt überall direkt auf dem Knochen auf. Eine Ausnahme bildet ein Gebiet, welches der höchsten Wölbung des Condylus entspricht, wo Knorpelzellen in einer zwischen Bindegewebe und Knochen liegenden, körnigen und dem Aussehen nach spröden Grundsubstanz angetroffen werden. Diese war augenscheinlich verkalkt gewesen.

Gelenkpartie des Squamosums vom erwachsenen Menschen: Die Bindegewebsbekleidung ist ähnlich der des Condylus. Hier werden aber mehr ausgeprägte Knorpelzellen in größerer Anzahl angetroffen. Unter der Bindegewebsbekleidung, sowie zwischen ihr und der Knochensubstanz trifft man ein dünnes Knorpellager an, welches dem auf dem Condylus angetroffenen gleicht und sich über die ganze Schnittfläche erstreckt. Es verdichtet sich über der höchsten Wölbung des Tuberculum articulare. Die äußere Kontur des Knorpellagers ist gleichmäßig eben. Nach innen dringen hier und da Knorpelzapfen in die Knochensubstanz ein, so daß man bei flüchtigem Überblicken Knochen- und Knorpelzellen durcheinander gemischt und ineinander übergehend zu finden glaubt, was jedoch nicht der Fall ist.

Meniskus vom erwachsenen Menschen: Er ist hauptsächlich aus längsverlaufenden, hier und da schräg und querdurchschnittenen, dicken, glänzenden Bindegewebsbündeln aufgebaut.

Sehnenzellen werden in kurzen und zerstreuten Reihen angetroffen. Hin und wieder treten in der Substanz des Meniscus einzelne Knorpelzellen auf.

Kiefercondylus des Rindes. Der Knochen ist gegen die Gelenkhöhle zu von einer 1,5 mm dicken Schicht bekleidet, welche im äußeren Drittel aus dicken, hauptsächlich längs verlaufenden Bindegewebsbündelchen besteht. Die am tiefsten liegenden Bündel dringen zwischen größeren und kleineren Knorpelinseln in die Tiefe ein, um dann zu verschwinden. Auf sie folgt ein zusammenhängendes, hyalines Knorpellager, welches die Hälfte der Bekleidung des Knochens ausmacht.

Gelenkabschnitt des Squamosum eines Rindes: Der Knochen ist gegen die Gelenkhöhle von einer 0,5 mm breiten Schicht überkleidet. Die äußere Hälfte der bekleidenden Schicht besteht aus längsverlaufenden Bindegewebsbündelchen. Darunter befindet sich ein Lager von Bindegewebs- und Knorpelzellen. Die Bindegewebszellen lagern hauptsächlich in den oberflächlichen, die Knorpelzellen besonders in den tieferen Abschnitten. Gegen die vordere Kante des kraniellen Skeletteiles, gerade bei der Abzweigung der Kapsel von diesem, vereinigen sich die Knorpelzellen zu einer zusammenhängenden, von Bindegewebssträngen durchzogenen Partie.

Meniskus vom Rinde: Eine Mittelpartie von quer- und schräg-durchschnittenen, dicken, glänzenden, hauptsächlich geraden, aber auch gewellten Bindegewebsbündeln wird von zwei Randpartien eingeschlossen. Dieselben sind aus längs durchschnittenen Bündeln zusammengesetzt. Alle drei Schichten sind etwa von gleicher Dicke. Ein nennenswerter Unterschied zwischen dem Meniskus des Rindes und dem vorher beschriebenen des Menschen besteht nicht. Auch beim Rinde werden Sehnenzellen in Reihen, sowie einzelne zersetzende Knorpelzellen angetroffen, die letzteren jedoch in etwas reichlicherer Menge nach den Flächen zu, aber auch hier nur vereinzelt und paarweise aneinander gereiht.

Meniskus der Ratte: Er ist ausschließlich von Sehnengewebe aufgebaut mit nach den Flächen zu reihenweise geordneten, runden Kernen, von welchen der eine oder andre andeutungsweise von einer Kapsel sich umgeben zeigt.

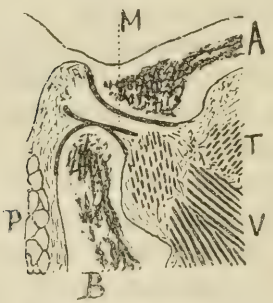
Meniskus des Dachses: In seiner ganzen Dicke wird lockeres Bindegewebe in schräg durchschnittenen, wellenförmigen Zügen angetroffen. Es waltet ein Reichtum an typischen Sehnenzellen mit langen, verzweigten Ausläufern vor. Knorpelzellen fehlen vollständig.

Meniskus des Igels (*Erinaceus europaeus*). Bei makroskopischer Untersuchung zeigten sich die Kiefermenisken unter vier Exemplaren zweimal für Auge und Gefühl in der Mittelpartie verknöchert. Nach der Entkalkung und Zerlegung in Schnitte zeigte die mikroskopische Untersuchung, daß die verdichteten Partien aus hyalinem Knorpel bestehen und nach den freien Flächen des Meniskus hin in das sie umgebende sehnige Bindegewebe übergehen. Die vordere, dünne Hälfte des Meniskus geht in einen hinteren, 4—5 mal so dicken Abschnitt über, welcher sich nach hinten wieder verschmälert. Das Gewebe vor und hinter der verdickten Zone ist sehniges Bindegewebe, in welches vereinzelte oder in Gruppen stehende Knorpelzellen eingestreut sind.

Ich lasse hier einige über den M. pterygoideus externus und die Formen der Gelenkflächen gemachte Beobachtungen im ausgewachsenen Zustande folgen.

Der M. pterygoideus externus befestigt sich beim Menschen, Rinde, Schweine, Hunde, Dachs und bei der Katze hauptsächlich vermittels fleischiger Bündel, sowohl am Meniskus als auch am Condylus. Ein verhältnismäßig unbedeutender Teil setzt sich am Meniskus fest.

Fig. 6.



Sagittalschnitt durch das Kiefergelenk eines erwachsenen Menschen.
A Squamosum, *B* Condylus mandibularis, *M* Meniskus (zwischen welchem und dem Condylus eine hintere und eine vordere Synovialfalte erscheinen), *P* Parotis, *T* und *V* Quer- und längsdurchgeschnittene Muskulatur.

Der Meniskus ist bei der Katze und beim Hunde dünn; er ist noch dünner beim Dachse, wo er zu einem zarten Häutchen umgewandelt ist. Der Dasyuride Sminthopsis hat einen in der Mittelpartie besonders dünnen Meniskus. Beim Schnabeltiere wird der Meniskus ganz und gar vermißt. An einem Sagittalschnitte durch ein gefrorenes Kiefergelenk des Menschen fand ich zwei bedeutende Synovialfalten, welche zwischen Meniskus und Kiefercondylus von der hinteren und vorderen Wand der Kapsel aus hervorragten, so daß sie das hintere und vordere Drittel der Gelenkfläche des Condyloideus bedeckten (vgl. Fig. 6). Ein derartiges Vorkommen von Synovialfalten im Kiefergelenk habe ich nirgends erwähnt gefunden.

Bei der Beschreibung des Kiefergelenks der verschiedenen

Säugetiere muß man sich in acht nehmen, die Bezeichnungen »Fossa« und »Gelenkpfanne« nach ihrer etymologischen Bedeutung aufzufassen. Der kraniale Skelettkomponent, den ich »Gelenkpfanne« nenne, bildet durchaus nicht immer eine »Fossa«; er ist im Gegenteil oft flach und bei verschiedenen Tieren sogar von vorn nach hinten konvex, wie beim Schweine und Wombat. Dasselbe ist ja auch der Fall beim Menschen. Die »Fossa glenoidalis« am Schläfenbein ist, wie bekannt, physiologisch betrachtet, keine Vertiefung, in welcher sich der Condylus bei Bewegungen des Kiefers bewegt. Der Condylus wird vielmehr bei habituellen Bewegungen luxiert und gleitet gegen die von vorn nach hinten konvexe Wurzel des Jochbeinbogens (Tuberculum articulare). Bei Wiederkäuern ist der kraniale Gelenkteil über seine nächste Umgebung erhaben und sowohl in transversaler als auch sagittaler Richtung konvex, während die Gelenkfläche des Kieferkondylus konvex in der letzteren und konkav in der ersteren Richtung ist. Das typische Nagetiergelenk zeigt im transversalen Durchschnitte eine nach oben konvexe Gelenkspalte, welche von vorn nach hinten beinahe in gerader Linie verläuft. Was schließlich das Kiefergelenk der Raubtiere betrifft, so ist dieses ein wirkliches Scharniergelenk. Die Gelenkspalte ist in sagittaler Richtung aufwärts konvex und ist im Frontalschnitt vollständig horizontal gestellt. Beim Dachse ist der Condylus so fest in die Gelenkpfanne eingefügt, daß der unbeschädigte Unterkiefer von dem mazerierten Schädel nicht ohne weiteres entfernt werden kann.

Bei den Raubtieren, bei welchen die Form der Gelenkflächen nur eine Art der Bewegung im Kiefergelenk zuläßt, nämlich die um eine transversale, nicht verschiebbare Achse, ist der M. pterygoideus externus nicht nur wenig entwickelt, sondern schlägt auch eine mehr transversale Richtung als bei andern Tieren ein.

Zusammenfassung.

Der mandibulare Skelettkomponent des Kiefergelenks wird als eine Verdichtung rundkerniger Zellen im Blasteme angelegt. Er grenzt sich außen nach allen Seiten, teils durch noch schärfer markierte Verdichtung, teils durch spindelförmige Zellkerne ab. In seinen zentralen Teilen tritt Knorpel auf, der immer auf Kosten des zunächst umgebenden Blastems weiter wächst. Schließlich erreicht der Knorpel am freien Ende des späteren Condylus das längsgestreifte

Bindegewebslager des Perichondrium, von welchem er nicht mehr durch ein besonders differenziertes Blastem geschieden ist. Dieses perichondrale Gewebe verbleibt nicht nur auf der später freien Gelenkfläche, nachdem die Gelenkhöhlen eröffnet worden sind, sondern es erhält sich das ganze Leben hindurch.

Der Condylusknorpel wird von unten her durch einwachsende Gefäße zerstört. Um die Gefäße herum entstehen Knochen. In gleicher Zeit lagert sich rund um den Condylusknorpel, mit Ausnahme von dessen obersten Abschnitt, perichondraler Knochen an. In den obersten Abschnitt wachsen beim Menschen in einem weit späteren Embryostadium von dem die freie Gelenkfläche bekleidenden perichondralen Gewebe Gefäße und Bindegewebe hinein. In deren Umgebung zerfällt der Knorpel und wird von Knochen ersetzt. Ein geringer Teil des Knorpels dürfte jedoch auch bei erwachsenen Individuen unmittelbar unter dem Perichondrium der Gelenkfläche erhalten bleiben, und zwar in einem zusammenhängenden Lager beim Rinde und in zerstreuten Partien beim Menschen. Der Umstand, daß die Gelenkfläche beim Entstehen der Gelenkhöhle mit Perichondrium überkleidet ist, unterscheidet das Kiefergelenk von den meisten andern Gelenken. Und was den Condylus betrifft, so ist er als Gelenkabschnitt ein mit Bindegewebe überkleideter Knorpel, aber kein Deckknochen. Demzufolge ist Hertwigs oben angeführte Äußerung über die Zusammengehörigkeit der Gelenkflächen mit bindegewebig präformierten Knochen nicht stichhaltig. Außer dem Knorpel, welcher am ausgewachsenen Kiefercondylus unter dem Bindegewebe angetroffen wird, findet man auch in letzterem zerstreute Knorpelzellen. Deren Entstehung ist auch im extrauterinen Leben leicht erklärlich, was in Übereinstimmung mit der unten angeführten Äußerung Hammars sich befindet.

Schwieriger ist die Entstehung des Knorpellagers unter dem Periost des kranialen Skeletteiles zu erklären. Auf diesen paßt Hertwigs erwähnte Äußerung; denn hier handelt es sich in der Tat um einen Deckknochen. Aber gerade durch diesen Umstand schließt die Erklärung für das Auftreten des erwähnten Knorpellagers ein sehr kompliziertes Problem in sich. Die Erklärung für das Auftreten von Knorpelzellen im Periost ist oben angeführt worden. In dem am weitesten medial gelegenen Teile der Jochbeinwurzel dürfte der Knorpel ein Rest des Primordialkraniums sein, welches an der Basis der Squama des Schläfenbeins sich erhalten hat. Bei Embryonen ist nirgends Knorpel im Squamosum oder in

dessen Periost[1] angetroffen worden. Deshalb dürfte es sich hier um eine Neubildung von Knorpel handeln, während der Condylus Reste ursprünglichen Knorpels aufwies. Die Neubildung von Knorpel dürfte durch den Druck hervorgerufen sein, welcher auf dem zwischen Deckknochen und Periost liegenden Blastem lastet. Diese Erklärung scheint mir die wahrscheinlichste zu sein.

Entstehung des Meniskus. Die Menisci scheinen im allgemeinen durchaus nicht ausschließlich als Reste des zwischen den inkongruenten Gelenkflächen übrigbleibenden Blastems zu entstehen, wie Hertwig behauptet. Es zeigt sich im Gegenteil schon frühzeitig in diesem Blasteme eine Andeutung zum werdenden Meniskus — ja, diese Bildung ist vollständig differenziert, lange bevor die Gelenkspalten auftreten. Und außerdem entspricht ihre Form durchaus nicht der Inkongruenz der Gelenkflächen. Wie ich schon erwähnte, scheint Hertwigs Beschreibung von der Entstehung der Menisken eher auf diejenige der Synovialfalten zu passen, und ich vermute, obgleich ich es nicht habe nachweisen können, daß die von mir auf Seite 178 beschriebenen, vorher aber nicht beobachteten Synovialfalten des menschlichen Kiefergelenks, welche zwischen Condylus und Meniskus liegen, auf die von Hertwig beschriebene Weise entstanden seien.

Frühzeitig tritt sowohl bei Menschen- wie Kaninchenembryonen eine Kernverdichtung im Blasteme zwischen Squamosum und Condyloideus auf. Diese Kernverdichtung differenziert sich in demselben Maße und auf ähnliche Weise wie die bekleidenden Schichten der beiden sich ausbildenden Skelettkomponenten des Kiefergelenks. Später erscheint im Kiefergelenkmeniskus ein typisches, längsgestreiftes Bindegewebe, das Zellen in sich einschließt, welchen die Möglichkeit innewohnt, sich in Sehnen- und Knorpelzellen umzuwandeln. Dieselben entwickeln sich selbst dann, wenn solche weder beim Embryo noch beim Neugeborenen angetroffen werden. Die Neigung, solche Elemente neu zu bilden, sehen wir am ausgewachsenen Meniskus verwirklicht.

»Es ist nämlich eine schon lange bekannte Tatsache, daß das Bindegewebe, wo es einem größeren Druck ausgesetzt ist, gern den Charakter eines »Bindegewebsknorpels« annimmt[2]!«

---

[1] Mit Ausnahme der in dem weitest medialen Teile des Squamosum beim Menschenembryo von 335 mm beobachteten Partie.

[2] Hammar, Über den feineren Bau der Gelenke. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIII. 1894.

Der oben angeführte Umstand, daß die Meniskusanlage denselben Bau und dieselbe Differenzierung zeigt, wie die werdenden Gelenkflächen sie besitzen, erweckte anfänglich in mir die Vmutung, ob nicht der Meniskus gemeinsam mit seinen bekleidenden Schichten als ein Organ betrachtet werden müsse, in welchem die Gelenkhöhlen nachher entstünden. Diese Deutung würde in Übereinstimmung mit Ruges[1] Erklärung über die Entstehung der Sternoclavicularverbindung, sich befinden, wonach der Meniskus nebst den Bekleidungen der Gelenkflächen vom Sternum und Clavicula gemeinsam dem Episternum entsprächen, und die beiden Gelenkhöhlen demgemäß interepisternal entstanden wären. Wenn also einerseits Brooms oben angeführter Vorschlag, den Meniskus mit dem Quadratum zu homologisieren annehmbar gewesen wäre, und andrerseits meine Untersuchungen mich dazu geführt hätten, das Blastem des Meniskus zusammen mit den bekleidenden Schichten des Squamosum und des Condylus als ein Organ zu betrachten, so würden die beiden Höhlen des Kiefergelenks als im Quadratum entstanden zu deuten sein.

Aber das Quadratum hat durchaus nichts mit dem Meniskus zu tun, sondern nimmt, wie schon oben angedeutet, und was sowohl embryologische als auch vergleichende anatomische Beobachtungen zu zeigen scheinen, bei den Säugetieren seinen Platz als Amboß in der Trommelhöhle ein.

Ebensowenig ist Veranlassung dazu gegeben, Anlagen des Meniskus sowie der die Gelenkkörper bekleidenden Schichten gemeinsam als homolog mit einem Organ bei niederen Gnathostomen zu betrachten, ungeachtet der Ähnlichkeit, welche diese drei Blasteme in ihrer Differenzierung zeigen. Sowohl in der Sternoclavicularverbindung, als auch in dem Kniegelenk menschlicher Embryonen, welche ich oben beschrieben habe, zeigen sich die Menisken aus demselben Bindegewebe aufgebaut, wie das Außenlager des Knorpels. Sie bestehen in dem ersten Präparate aus einem Bindegewebs-, in dem letzterem aus einem Knorpelblastem. Ich komme zu den folgenden Resultaten: Die in der Sternoclavicularverbindung nachgewiesenen und erwähnten ontogenetischen Zustände stimmen nach meinen Beobachtungen mit den Verhältnissen am Kiefergelenk überein, während die Menisken des Kniegelenks eine andre Entwicklung zeigen.

Die Funktion des Kiefergelenkmeniskus beim Menschen scheint

[1] Ruge, Untersuchungen über Entwicklungsvorgänge am Brustbeine und an der Sternoclavicularverbindung des Menschen. Morphol. Jahrbuch. 6. Bd. 1880.

darin zu bestehen, eine in und mit der Bewegung des Kiefers zunehmende Inkongruenz zwischen den Gelenkflächen auszugleichen. Die Inkongruenz existiert hier allerdings schon im Ruhezustande, ist aber doch bedeutend geringer als bei der Bewegung. In der Ruhelage befindet sich der konvexe Condylus gegen eine konkave, bei der Bewegung gegen eine konvexe Skelettfläche gerichtet. Bei Tieren mit dem Kiefergelenktypus des Schweines und Wombats findet man, daß der Meniskus auch im Ruhezustand die Inkongruenz zwischen zwei zueinander in sagittaler Richtung konvexen Gelenkflächen ausgleicht. Die Gelenkflächen der typischen Raubtierkiefergelenke sind sowohl im Ruhe- als auch im Bewegungszustande vollständig kongruent miteinander. Deswegen kann man den Meniskus der Raubtiere als ein rudimentäres Organ betrachten, dessen Existenz nicht an die Notwendigkeit geknüpft ist, einen durch die Inkongruenz der Umgebung zustande gekommenen, leeren Raum auszufüllen (vgl. Hyrtl oben S. 165).

Wenn auch die Gelenkflächen bei einem typischen Nagetierkiefergelenk vollständig kongruent sind, so ist doch die Bewegung des Condylus im Unterschiede zum Verhalten bei den Raubtieren eine vor- und rückwärtsgehende, weswegen der Meniskus bei den Nagern eine Aufgabe erhalten kann, die er bei den Raubtieren vermissen läßt, bei welchen der Condylus um eine fixe transverselle Achse sich bewegt.

Art und Grad der Bewegungen im Kiefergelenk der Wiederkäuer werden verhältnismäßig nur unbedeutend von der Form der knöchernen Abschnitte bestimmt. Bei ihnen gleicht der Meniscus sowohl in der Ruhe als auch im Bewegungszustand die Inkongruenzen aus.

Was die Kiefergelenkkapseln betrifft, so wird diese wie bei andern Gelenken von dem umgebenden Blasteme gebildet. Am Kiefergelenke findet man aber nicht, wie an den Extremitäten, daß das Periost von dem einen Gelenkteile zum andern fortgesetzt wird, indem es die Gelenkflächen freiläßt, sei es, daß die Gelenkhöhle offen ist, oder nicht. Das Verhältnis ist am Kiefergelenke ein ganz andres, insofern das Periost auch die Gelenkflächen überkleidet und beim Embryo nicht von dem einen Skelettkomponenten auf den andern sich erstreckt. Ein Teil der Kapsel dürfte durch Bindegewebsfasern gebildet werden, welche vom Meniskus ausstrahlen, während ein anderer Teil durch Verdichtung in dem das Gelenk umgebenden Blastem gebildet wird. Andeutungen eines Endothels an der Innen-

seite der Kapsel habe ich nur bei dem größten der untersuchten menschlichen Embryonen, und zwar an der vorderen Wand der niederen Gelenkhöhle, sowie bei dem größten der untersuchten Kaninchenembryonen und zwar an der lateralen Wand der oberen Gelenkhöhle gefunden.

Was die bleibenden Formen der Gelenkflächen betrifft, so finden sich hierzu schon beim Kaninchenembryo von 27 mm deutliche Kennzeichen ausgesprochen. Dies ist durchaus nicht der Fall beim Menschen.

Die scharf ausgeprägten Tuberculum articulare und Conus articularis beim erwachsenen Menschen sind beim Embryo nicht einmal angedeutet. Sie werden auch beim Neugeborenen noch vermißt, der übrigens eine »Fossa« aufweist, die in demselben Maße nach außen wie nach unten schaut und außerdem beinahe eben ist. Beim Menschen wird also die Form der ausgewachsenen Kiefergelenkflächen erst während des extrauterinen Lebens vorbereitet.

Bei einem der von mir beschriebenen menschlichen Embryonen von 76 mm Länge fand ich im Sagittalschnitte, daß der M. pterygoideus externus mit einem Teile seiner Bündel in den Kiefergelenksmeniskus übergeht, und daß diese Bildung sich rückwärts zwischen Squamosum und Tympanicum bis in die Trommelhöhle hinein sich erstreckt und vorwärts zum Kopfe des Hammers zieht, in dessen Perichondrium er übergeht. Dasselbe Verhältnis fand ich bei einem menschlichen Embryo von 90 mm Länge. Auch bei einem Menschenembryo von 55 mm Länge fand ich, daß der Meniskus rückwärts in das Perichondrium des Meckelschen Knorpels übergeht. Beim Embryo von 180 mm habe ich das nicht konstatieren können; beim Embryo von 335 mm ist nur das Unterkiefergelenk (nicht die dahinter liegenden Teile) untersucht worden.

Meine Untersuchungen an Kaninchenembryonen unterstützen nicht das, widersprechen aber auch nicht dem, was ich beim Menschenembryo betreffs des Überganges des Meniskus rückwärts in das Periost des Hammers gefunden habe.

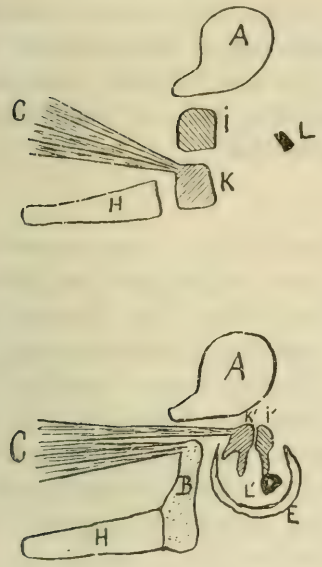
Unter Berücksichtigung meiner Befunde und geleitet von der Hypothese, daß Artikulare und Quadratum der Sauropsiden ihre Homologa im Malleus und im Incus der Säugetiere besitzen, bin ich der Ansicht,

daß das Artikulare bei der Einschließung in die Trommelhöhle einen Teil des M. pterygoideus externus mitgenommen hat, dessen andre ansehnlichsten Teile am Dentale und an dem von diesem auswachsenden Condylus verblieben sind,

daß der hinterste Teil dieser Muskelportion in der Spalte zwischen Tympanicum und Squamosum abgeklemmt ist und wenigstens einen Teil des Ligamentum anterius mallei bildet,

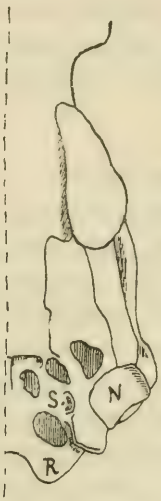
daß die nächst vordere Muskelportion auf ihrem Wege zur Trommelhöhle zwischen Squamosum und Kiefercondylus passiert hat und dabei den Kiefergelenkmeniskus bildete (vgl. Fig. 7).

Fig. 7.



Kiefergelenke der Sauropsida (der obere) und von Mammalia (der untere). Schematisch. *A* Squamosum, *B* Kiefercondyl., *C* Pteryg. ext., *E* Tympanicum, *H* Dentale, *I* Quadratum, *I'* Incus, *K* Articulare, *K'* Malleus, *L* Columella auris, *L'* Stapes.

Fig. 8.



Die rechte Hälfte eines Ornithorhynchusschädels (von unten gesehen). *N* Fossa glenoidalis, *R* Condylus occipitalis, *S* äußere Mündung des knöchernen Gehörganges.

Es bleibt nun noch übrig, eine Erklärung für die Tatsache zu geben, daß der Meniskus bei einigen Säugetieren, nämlich Dasypus, Dasyurus, Echidna und Ornithorhynchus, vermißt wird. Bezüglich der beiden ersten Formen muß ich auf die Vermutung Parsons[1] verweisen, welcher sagt: »the structure has been suppressed«. Für das Fehlen des Meniskus bei Echidna kann ich eine annehmbare Erklärung nicht geben, wogegen ich eine solche für das Fehlen des Meniskus bei Ornithorhynchus gefunden zu haben glaube.

[1] Angef. Arb.

Wenn man das Cranium von Ornithorhynchus von unten her betrachtet (vgl. Fig. 8), so findet man die äußere Mündung des Meatus auditorius externus gegen die Mittellinie des Körpers gerichtet und im Zusammenhange damit das Cavum tympani so weit medialwärts vom Kiefergelenke gelegen, daß die Sehne des M. pterygoideus externus auf ihrem Wege zur Trommelhöhle das Kiefergelenk durchaus nicht passieren kann. Trotzdem könnten Beziehungen des Muskels zum Kiefergelenke angenommen werden, wenn von dem M. pterygoideus externus ausgehende Bündel nachgewiesen werden könnten, welche in der medialen Wand der Gelenkkapsel oder innerhalb derselben vorwärts zum Cavum tympani gelangen würden. Dies nachzuweisen ist mir aber bei dem Exemplare, das mir behufs Untersuchung zur Verfügung stand, nicht gelungen.

Wenn schon ich demnach nicht imstande bin, eine annehmbare Erklärung über das Fehlen des Meniskus im Kiefergelenk bei Echidna zu geben, und wenn ich betreffs des Fehlens des Meniskus bei Dasypus und Dasyurus nur Parsons Vermutung zustimmen kann, so meine ich gleichwohl, mit meinen Untersuchungen dargelegt zu haben, daß der Kiefergelenkmeniskus bezüglich seiner Funktion und seines damit im Zusammenhang stehenden Baues bei den Säugetieren ein neuer Erwerb ist, daß derselbe sein Homologon bei den Sauropsiden keineswegs vermissen läßt, sondern ein solches in einem Teile des Musc. pterygoideus der Sauropsiden besitzt.

Über eine Anastomose zwischen den Stämmen der Art. coeliaca und der Art. mesenterica superior.

Von

Dr. A. Bühler.

(*Aus dem anatomischen Institut der Universität Zürich.*)

Mit einer Figur im Text.

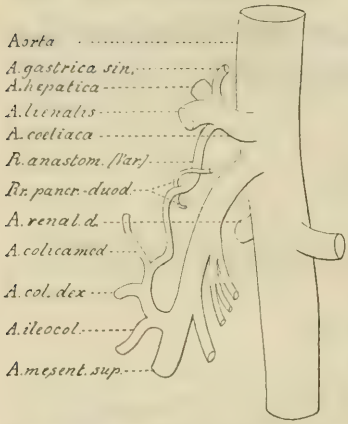
Auf der diesjährigen Anatomenversammlung in Heidelberg berichtete TANDLER[1] über die Entwicklung der Intestinalgefäße bei menschlichen Embryonen. Er fand dabei u. a., daß die Art. omphaloenterica (= Stamm der mesenterica superior) mit mehreren Wurzeln, die sich nach kurzem Verlauf zu einem einfachen Stamme verbinden, aus der Aorta entspringt. Aus einer der kranialsten dieser Wurzeln geht die Art. coeliaca hervor, aus einer der nächstfolgenden der Stamm der Mesenterica superior; die andern Wurzeln obliterieren, wie auch die Kommunikation der Coeliaca mit der Mesenterica verschwindet. Aus einem teilweisen Erhaltenbleiben dieser letztern will TANDLER zum Teil die bekannten Fälle erklären, in welchen die Leberarterie ihren Ursprung (in der Regel durch Vermittlung der Art. pancr.-duoden. infer.) aus der obern Gekrösarterie nimmt.

TANDLERS Ausführungen erinnerten mich an ein Präparat aus der anatomischen Sammlung in Zürich, das ich im vergangenen Winter auf dem hiesigen Präpariersaal gewonnen hatte. Da dasselbe einiges morphologisches Interesse beanspruchen darf, so möge meiner kurzen Diskussionsbemerkung von Heidelberg[2] eine genauere Beschreibung folgen.

[1] XVII. Versammlung der anatomischen Gesellschaft in Heidelberg, 1903. (Da der Bericht über die Verhandlungen seinerzeit noch nicht erschienen ist, zitiere ich die Angaben TANDLERS aus meinen während seines Vortrags gemachten Notizen.)

[2] Diskussion zum Vortrag TANDLERS, ebenda.

Das Präparat stammt von einem männlichen Individuum mittleren Alters. Irgendwelche Anomalien der Baucheingeweide fanden sich nicht, außer der erwähnten Arterienvarietät, die ich nach dem Objekt in nebenstehender Figur abbilde. Kleinere Arterien, die nichts Außergewöhnliches zeigten, wie die Aa. phrenicae, spermaticae, mesenterica inferior usw. sind weggelassen.



Aorta abdominalis von links ventral. Stammesanastomose zwischen der Art. coeliaca und der Art. mesenterica superior.

Aus der Aorta entspringt an gewohnter Stelle zwischen den beiden Zwerchfellschenkeln des Aortenschlitzes die starke Art. coeliaca. Ihre Aste sind die als normal bekannten; dieselben weichen auch in ihrem weitern Verlauf nicht vom gewöhnlichen Verhalten ab. Zu diesen drei Stämmen gesellt sich nun noch ein vierter, der als Ramus anastomoticus sich zur Art. mesenterica sup. begibt. Der Stamm dieser letztern zeigt in seinem Ursprung keinerlei Besonderheiten. Daß weiterhin die Dünndarmäste da und dort zu kleinen Gruppen vereinigt von gemeinschaftlichen Stämmen entspringen, ist keine Seltenheit, und noch häufiger ist der auch hier vertretene Fall, daß sämtliche Dickdarmäste der Arterie einen einfachen Stamm bilden. Gerade in diesen Stamm nun senkt sich der Verbindungsast von der Coeliaca her ein, und zwar in dessen am weitesten kranial gelegenen Zweig, in die Art. colica media. Der R. anastomoticus selbst liegt dicht auf der Aorta und dem Stamm der Gekrösarterie, dorsal vom Pankreas, und ist mehrfach geschlängelt. Er gibt 2 cm unterhalb seines Ursprungs einen Ast ab, der mit mehreren Zweigen Bauchspeicheldrüse und Zwölffingerdarm versorgt; ein Zweig zum linken Abschnitt des erstern kreuzt den Verbindungsast auf dessen ventraler Seite. Dieser büßt von der Abgangsstelle des R. pancreatico-duodenalis an etwas an Umfang ein, ein Zeichen, daß der Blutstrom sich in ihm von der Coeliaca aus nach der Mesenterica ergoß. Eine besondere Art. pancr.-duoden. inferior aus der Mesenterica war nicht vorhanden.

So viel über das Tatsächliche des Befundes. Die Erklärung gibt sich nach den entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen Tandlers von selbst: Es handelt sich um eine primäre Stammesanasto-

mose der beiden großen Gefäße, verursacht durch ein Persistieren der kranialsten Wurzel der Gekrösarterie.

Der mitgeteilte Fall ist, soviel ich aus der Literatur ersehe, der einzige in dieser Art, der bisher zur Beobachtung kam. Zwar sind bekanntlich Formen, bei welchen Äste, die gewöhnlich der Coeliaca zugehören, von der Mesenterica abgegeben werden, keine Seltenheit. Das gilt vor allem für den Ursprung einer Leberarterie aus der Art. pancreatico-duodenalis inferior. Auch der Fall, daß die Art. coeliaca in das Gebiet der obern Gekrösarterie übergreift, wird beobachtet; auf dem Präpariersaal in Zürich kam ein Zweig der Art. lienalis, der im Mesocolon zum Colon transversum verlief, einigemal zur Beobachtung. Es ist schon von Tandler ausgesprochen worden, daß zum wenigsten ein Teil dieser abnormen Arterien auf jene Kommunikation zurückgeführt werden müsse, welche durch den Ursprung der Coeliaca aus einer Wurzel der Mesenterica sup. gegeben ist. Welche von den beschriebenen Befunden hierher zu rubrizieren sind, will ich, da es nicht zum vorliegenden Thema gehört, für dieses Mal unerörtert lassen; stets aber werden nur solche Fälle in Betracht kommen, in welchen die Arterienvarietät ihren Verlauf an der dorsalen Seite des Pankreas nimmt.

Einige Verwandtschaft mit meiner Beobachtung weisen zwei Befunde auf, die in der Literatur Erwähnung gefunden haben. An einem Präparat, das leider durch die vorausgegangene Herausnahme der Eingeweide etwas verstümmelt worden war, fand Aeby[1], daß die Art. coeliaca mit der Mesenterica superior gemeinsamen Ursprungs war, und zwar lag die Abgangsstelle dieses Stammes dicht über den Nierenarterien, also dort, wo sonst die obere Gekrösarterie zu entspringen pflegt. Nur von dieser einfachen, starken Ader aus konnte die Blutversorgung für Leber, Magen und Milz vor sich gehen. Nach der Beschreibung, die Tandler von der Embryonalentwicklung der in Frage kommenden Gefäße gibt, muß hier ein Veröden des kranialen Abschnittes der ersten Mesentericawurzel angenommen werden, wogegen dieselbe sich an der Mündung in die Gekrösarterie erhalten hat, und die Art. hepatica und vielleicht noch andre Äste der Coeliaca übernimmt. Natürlich konnte Aeby seinerzeit diese Deutung noch nicht geben, da damals die embryonalen Verhältnisse unbekannt waren. Die weitern Angaben von Aeby über diesen Befund übergehe ich, weil sie nichts hierher Gehöriges enthalten.

[1] Eine seltene Arterienanomalie. Correspondenzbl. schweiz. Ärzte. Jahrg. 1872.

Ein Fall, der dem unsrigen näher steht, wird von THANE[1] beschrieben; doch vermag auch dieser Autor nicht, seinen Befund zu deuten. Der kurze Stamm der Art. coeliaca war in dem betreffenden Fall obliteriert und nur durch ein schmales Ligament vertreten. Milz, Leber und Magen erhielten ihr Blut von der Art. mesenterica superior auf dem Umwege über Art. pancr.-duoden.-Art. hepatica, wobei die erstere doppelt angelegt war, und durch Wiedervereinigung ihrer Äste eine Insel in ihrem Laufe verursachte.

Der Fall zeigt auf den ersten Blick große Ähnlichkeit mit dem meinigen und ist auch dem Fall von AEBY verwandt. Gleich dem letztern war es auch hier zu einem Verschluß der Art. coeliaca an ihrem Ursprung gekommen, nur hatte sich dabei ein ligamentöser Rest derselben erhalten. In beiden Fällen mußte die Art. mesenterica superior das Verbreitungsgebiet der Coeliaca übernehmen. Wie das geschehen kann, läßt sich aus meiner Beobachtung leicht verstehen. Doch liegt gerade in der Form, wie sich der Kollateralkreislauf verhält, ein wesentlicher Unterschied zwischen meinem Befund und demjenigen von THANE. Beim letztern Autor holt der Kollateralstamm weiter aus, und erreicht die Leberarterie erst jenseits, d. h. rechts vom Abgang der Art. gastrica dextra, während er in meinem Fall direkt den Stamm der Coeliaca trifft. Es handelt sich demnach bei THANE nicht um jene primäre Wurzelanastomose der beiden Eingeweidearterien, sondern um Ausweitung sekundärer Bahnen, die sich auf den Zusammenhang der obern und untern Zwölffingerdarmarterien zurückführen lassen.

Der Umstand, daß in meinem Fall der anastomotische Ast in die gemeinschaftliche Colonarterie mündet und nicht in die Gekrösarterie selbst, ist von untergeordneter Bedeutung. Er erklärt sich leicht als eine Wanderung, welche die Mündung des erstgenannten Gefäßes entlang der Mesenterica unternommen hat. Diese Annahme wird gestützt durch die Tatsache, daß die Art. colica media in ihrem Ursprung ebenfalls nach abwärts gerückt ist, gemeinsam mit dem Ramus anastomoticus.

---

[1] Obliteration of Coeliac Axis. Proc. anat. soc. Gr. Brit. a. Irel. in: Journ of Anat. and Phys. Vol. XXII. 1888.

Varietät der ersten fünf Intercostalarterien.

Von

Dr. A. Bühler.

(*Aus dem anatomischen Institut der Universität Zürich.*)

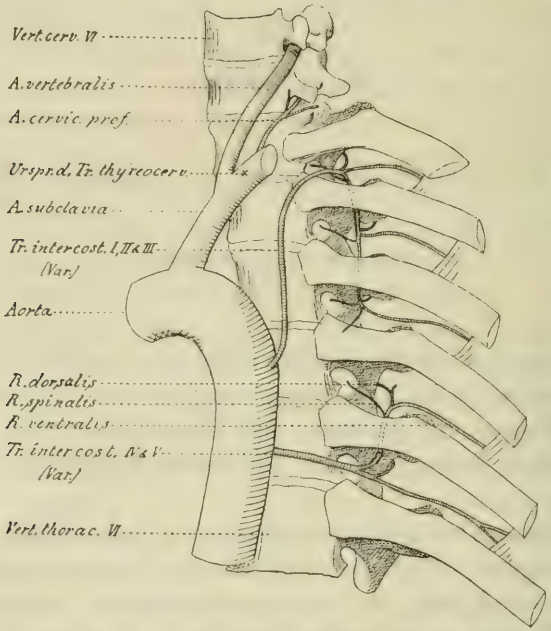
Mit einer Figur im Text.

Unter den zahlreichen Gefäßvarietäten, die alljährlich auf dem Präpariersaal in Zürich zur Beobachtung kommen, fand ich im vergangenen Winter eine Anomalie der Intercostalarterien, die wegen ihrer Seltenheit und der daraus ableitbaren Folgerungen Beachtung verdient.

Die Neigung der genannten Arterien zu Abweichungen von der Norm ist bekannt. Fälle, in welchen ein gemeinsamer Stamm die Zweige für zwei oder drei aufeinanderfolgende Segmente abgibt, weist die Züricher anatomische Sammlung mehrere auf, und in der Literatur sind sie zur Genüge beschrieben worden. Geradezu als Regel trifft man das Hervorgehen der Arterien der obersten Intercostalräume des Menschen aus vereinigten Stämmen, sei es, daß dieselben aus der Art. subclavia oder aus der Aorta entspringen.

Ein derartiger Befund liegt nun auch in dem Präparate vor, das in der umstehenden Abbildung illustriert ist; dasselbe zeigt indessen gegenüber dem gewöhnlichen Verhalten einige bemerkenswerte Besonderheiten. Es rührt her von einer ältern weiblichen Leiche. Die linke Seite wies in der Anordnung der Rippenarterien nichts Außergewöhnliches auf. Links habe ich neben den ersten fünf Intercostalarterien auch die gleichwertigen Gefäße der zwei letzten Halswirbel abgebildet, um deren Verhalten zu zeigen. Die Art. vertebralis sin. dringt wie sonst in den Querfortsatz des sechsten

Halswirbels ein; auch der siebente Halswirbel erhält seine Art. cervicalis profunda wie gewöhnlich. Statt daß aber vom gleichen Stamme wie diese letztere die obersten zwei bis drei Zwischenrippenräume ihr Blut erhalten, gibt die Subclavia keine Spur einer Art. intercostalis suprema ab. Die Arterien für das Gebiet der ersten drei thorakalen Wirbel entspringen vielmehr aus der Aorta descendens mit einem gemeinschaftlichen Stamm in der Mitte des vierten



Aorta thoracalis von links ventral. Ursprung der Art. intercost. I—III und IV—V je aus gemeinsamem Stamm aus der Aorta descendens.

Brustwirbels. Dieses Gefäß verläßt die Aorta an ihrem hintern Umfang etwas nach links, und steigt auf der linken Seite der Wirbelkörper hinauf bis zum Köpfchen der zweiten Rippe. Dort biegt sie lateral nach hinten ab, und gelangt so in den ersten Intercostalraum. Nach abwärts umbiegend, verläuft der Stamm zwischen der zweiten Rippe und dem Querfortsatz des zweiten Brustwirbels und weiterhin zwischen dem Hals der dritten Rippe und dem zugehörigen Querfortsatz kaudalwärts bis in die Höhe des dritten Zwischenrippenraumes, wo er sich in seine Endzweige auflöst. Auf diesem Wege gibt die Arterie die gewöhnlichen Äste einer Intercostalarterie für jedes Segment ab, nämlich je einen Ramus spinalis, einen Ramus

ventralis und einen Ramus dorsalis, deren Anordnung aus der Abbildung deutlich zu ersehen ist. Vom Ende des Stammes, kurz bevor derselbe als R. ventralis in den dritten Intercostalraum einbiegt, läuft davon gleichsam als Fortsetzung ein kleiner Zweig über den Hals der nächsten Rippe nach abwärts.

Abnorm verhält sich auch die Arterie der beiden folgenden Rumpfsegmente. Sie bilden ebenfalls einen gemeinsamen Stamm. Dieser entspringt aus der Aorta — und zwar auffallend weit rechts — in der Höhe des fünften Brustwirbels, und entspricht demnach diesem Thoraxabschnitt. Ein direkter Aortenast für den vierten Rippenzwischenraum fehlt, und wird von dem eben genannten Stamm aus ersetzt. Der daher kommende Ast wählt nun aber nicht den gewöhnlichen Weg, der in solchen Fällen eingeschlagen wird, nämlich über die Vorderseite des entsprechenden Rippenköpfchens, sondern er verläuft auch hier wieder zwischen dem Hals der fünften Rippe und dem zugehörigen Wirbelquerfortsatz. Es besteht also darin ein analoges Verhältnis wie für die nächst höhern Intercostalräume, wie denn auch die Äste die gleichen sind.

Einen Fall, der diesem analog wäre, habe ich in der Literatur nicht auffinden können. Eine von WALSHAM[1] geschilderte Beobachtung weist damit einige Ähnlichkeit auf. Arterienstamm für die ersten drei Intercostalräume rechts war dort die wie sonst aus dem Truncus costocervicalis hervorgehende Art. intercostalis suprema; doch lief dabei ihr Hauptstamm, ganz ähnlich wie in meinem Fall, hinter dem Hals der zweiten und dritten Rippe herunter, zwischen diesem und dem Querfortsatz. Indessen zog auf der ventralen Seite der betreffenden Rippenköpfchen als Reste des regulären Stammes je eine feine anastomotische Schlinge herab, die sich unterhalb im nächsten Zwischenrippenraum wieder mit dem abnormen Stamm verband. Als weitere Unregelmäßigkeit kam hinzu, daß dieser letztere in starker Anastomose sich vereinigte mit dem gemeinsamen Stamm für die vier folgenden Intercostalarterien. Dieser Stamm entsprang aus der Aorta in der Höhe des siebenten Brustwirbels, und stand jeweilen an den drei nächsthöhern Wirbeln mit der Aorta durch feine Äste in Verbindung. Die Arterienzweige für die entsprechenden Thoraxsegmente waren im übrigen die gewöhnlichen. WALSHAM vergleicht mit Recht den Verlauf der Art. intercostalis

[1] Abnormal origin and Distribution of the upper seven right intercostal arteries, with remarks. Journ. of anat. and phys. Vol. XVI. 1882.

suprema dorsal von den Hälsen der zweiten und dritten Rippe mit dem Verhalten der Vertebralis. Ein analoges Verhalten der Art. intercostalis suprema wird von HENLE[1] nach QUAIN zitiert; ersterer bemerkt dazu kurz, daß dies Verhalten mehrfach beobachtet worden sei.

Analoga eines derartigen Verlaufes einzelner Thorakalarterien finden wir übrigens bei Vögeln und Reptilien. So sah ich bei Rhea americana die Arterien sämtlicher Intercostalräume um einen Wirbel weiter caudalwärts aus der Aorta entspringen, als dem betreffenden Segment entspräche. Sie waren darum genötigt, eine Rippe zu kreuzen, und sie taten dies zwischen Rippenhals und Querfortsatz.

Dieses Verhalten der Intercostalarterien kann nun nicht als ein ursprüngliches angesehen werden; dagegen spricht beim genannten Vogel schon der Umstand, daß eine Kreuzung mit einer Rippe überhaupt stattfinden muß.

Als primitiv darf wohl ein Zustand angesehen werden, wie ich ihn an den caudal gelegenen Brustrippen von *Chelone midas* beobachten konnte. In jeden Intercostalraum tritt dort ein Ast der Aorta und verläuft lateral zum Rande des Körpers. Von diesem Stamme aus geht je ein feiner anastomotischer Zweig ventral vom Rippenköpfchen zur benachbarten Intercostalarterie, und ein stärkerer Ramus anastomoticus verbindet diese Arterien, indem er zwischen Rippenhals und Rückenschild verläuft. Dadurch, daß diese letztern Zweige dorsal von den Spinalnerven in Zusammenhang treten, ergibt sich an den betreffenden Stellen ein Längsgefäß von gleichem Verlauf wie die Art. vertebralis vieler Tiere. Wenn die segmentalen Verbindungen dieses Längsgefäßes mit der Aorta verloren gehen, gelangen wir zu dem Zustand, den SCHÖNE[2] von *Testudo graeca* abbildet, wo die Art. vertebralis, wie der Autor das entsprechende Gefäß bezeichnet, die Äste an die Intercostalräume abgibt. Der betreffende Stamm stellt als Art. intercostalis communis descendens eine lange Anastomose her zwischen der Art. subclavia, aus der er entspringt, und der Art. iliaca, aus welcher ihm eine Art. intercostalis recurrens entgegenkommt, also ein Befund, der mit dem von WALSHAM beim Menschen beschriebenen einige Ähnlichkeit hat. Eine Intercostalis communis descendens von analogem Verhalten, die entweder

[1] Handbuch. Bd. III. 1868.

[2] Vergleichende Untersuchung über die Befestigung der Rippen etc. Morphol. Jahrbuch. Bd. XXXI.

aus der Subclavia oder aus der Vertebralis hervorgeht, findet sich nach Schöne bei vielen Sauriern und Vögeln.

Es ist also ein ganz gewöhnliches Vorkommnis, daß bei diesen Tieren an Stellen, wo die direkten segmentalen Ursprünge der metameren Körperarterien verloren gehen, intersegmentale Anastomosen zur Geltung kommen, die ihren Verlauf dorsal von den Verbindungen der Wirbelkörper mit den Rippen (allerdings meist ventral von den Spinalnerven) nehmen. Das gleiche gilt auch für Säugetiere und Mensch in bezug auf die Art. vertebralis, deren Abkunft aus einer Anastomosenkette der Interprovertebralarterien speziell Froriep[1], Hochstetter[2] und Tandler[3] nachwiesen. Die Möglichkeit zur Ausbildung eines ähnlichen Längsstammes ist, wie Walsham berichtet, auch für thorakale Segmente vorhanden, indem daselbst bei menschlichen Föten die Intercostalarterien außer auf der ventralen Seite der Rippen noch durch Äste zusammenhängen, die zwischen Rippenhals und Wirbelquerfortsatz verlaufen. Aus einer derartigen Anastomosenkette ist demnach auch das Stück der in meiner Figur abgebildeten Arterie herzuleiten, das vom ersten Zwischenrippenraum nach dem dritten zieht, und natürlich ebenso die vom fünften zum vierten.

Es bleibt noch das Ursprungsstück der obersten Intercostalarterien von der Aorta bis zum ersten Intercostalraum zu deuten. Auf den ersten Blick scheint es sich dabei um die Erhaltung des Aortenursprunges der Art. thoracalis I zu handeln. Indem dieselbe in Fortsetzung der Anastomosenkette, aus welcher die Vertebralis entsteht, sich mit der folgenden Intercostalarterie verbindet, wie dies Hochstetter beim Kaninchen-Embryo fand, und indem dann der direkte Aortenursprung der Arterien für die beiden nächsten Segmente verschwindet, müßte sich die vorliegende Varietät herausbilden. Daß der Stamm der Arterie so sehr in die Länge gezogen ist und in beträchtlicher Entfernung von der Subclavia entspringt, kann leicht erklärt werden, wenn man die durch Tandler studierte Senkung des Aortenbogens mit nachfolgendem partiellen Wiederaufsteigen berücksichtigt.

---

[1] Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule etc. Archiv für Anatomie und Phys. Anat. Abt. 1886.

[2] Über die Entwicklung der Art. vertebralis beim Kaninchen etc. Morphol. Jahrbuch. Bd. XVI.

[3] Zur Entwicklungsgeschichte der Kopfarterien bei den Mammalia. Ibid. Bd. XXX.

Nur ein Umstand steht dem entgegen: der Stamm meiner Art. intercostalis I—III liegt ventral vom Truncus sympathicus. Es liegt also in dieser Beziehung ein Fall vor, wie ihn HOCHSTETTER als Varietät von einem Kaninchen-Embryo beschreibt. Es verlangt der Befund meiner Ansicht nach eine ähnliche Erklärung wie diejenige, welche HOCHSTETTER für das Verhältnis der Art. subclavia zum Sympathicus gibt. Danach wird infolge der Verschiebung des Herzens nach rückwärts die Lage des Grenzstranges am vordern Umfang der Subclavia derart ungünstig, daß er zu einem dünnen Faden ausgezogen wird, und daß zwischen dem Halsteil und dem Brustteil sich eine bessere Verbindung dorsal von der Arterie ausbilden muß. In gleicher Weise kann das Lageverhältnis meines ersten Intercostalstammes zum Sympathicus gedeutet werden.

Es liegt in dem beschriebenen Fall also vor: ein Persistieren des Ursprungsstückes der neunten Segmentalarterie (abgesehen von der Hypoglossusarterie) mit Untergang der drei folgenden. Die peripheren Äste der zehnten und elften werden übernommen durch einen Zweig der neunten von ähnlichem Verlauf wie die Art. vertebralis, und in gleicher Weise versorgt die fünfte Thorakalarterie das Gebiet der vierten. Das sekundäre Ursprungsstück der ersten zwei bis drei Intercostalarterien aus der Subclavia ist nicht zur Ausbildung gekommen.

Die Varietät stellt sich also dar als ein Zurückgreifen auf Zustände, wie sie ähnlich phyletisch primitiveren Formen zukommen und wie sie teilweise auch in der Ontogenie der Säugetiere und des Menschen durchlaufen werden.

Die Hypochorda bei Salamandra maculosa.

Von

Ad. Reinhardt,

approbiertem Arzt aus Deipenbrink.

(*Aus dem Anatomischen Institut Marburg.*)

Mit Tafel V und VI.

Einleitung.

Zu den Organen, die in der Embryologie der Wirbeltiere ihrer phylogenetischen und morphologischen Bedeutung nach schwierig zu beurteilen sind, gehört die Hypochorda oder Subchorda der niederen Wirbeltiere. Dies Organ ist bisher nur von wenigen Autoren einer genaueren Untersuchung gewürdigt worden. Meist begnügte man sich, seine Existenz in einer bestimmten Embryonalzeit konstatiert zu haben. Der rudimentäre Charakter des Gebildes und der Umstand, daß es nur kurze Zeit und auch dann in nur wenig auffallender Weise in die Erscheinung tritt, machen es begreiflich, daß es weniger studiert wurde.

Da sich die genaueren Beobachtungen nur auf eine geringe Zahl von Tieren beziehen, so erscheint es schon aus diesem Grunde wünschenswert, unsre Kenntnisse über ein bisher so wenig beachtetes Gebilde durch Untersuchungen an noch nicht in dieser Hinsicht verwertetem embryologischem Material zu ergänzen. Nun sind im hiesigen anatomischen Institut bereits früher Untersuchungen über die Hypochorda der Amphibien — *Alytes* — von Bergfeldt gemacht worden. Es lag deshalb der Gedanke nahe, diese durch Erforschung einer andern Amphibienart zu ergänzen und zu vervollständigen. Hierzu bot sich ein sehr geeignetes Material in der reichen Sammlung von Embryonen von *Salamandra maculosa*. So

können denn die vorliegenden Beobachtungen vielleicht dazu dienen, unsre Kenntnisse über die Entstehung und das Schicksal der Hypochorda zu bereichern.

Einige technische Mitteilungen werde ich hier anfügen. Die Embryonen waren meist in Gemischen von Sublimat, Pikrinsäure und Essigsäure konserviert und fixiert. Diese Methode erwies sich als für Salamanderlarven sehr geeignet. Die Färbung wurde mit Boraxkarmin gemacht und die Grundtinktion, soweit sie nicht noch von der Konservierung zurückgeblieben war, mit Pikrinsäure vorgenommen. Von jedem Embryo wurde ein Oberflächenbild meist in Seitenansicht und mit genauer Angabe der Rückenlinie gezeichnet. Die Altersbestimmung der Embryonen von *Salamandra* ist schwierig. Um ungefähre Anhaltspunkte dafür zu erhalten, wurde die Totallänge — also Kopf-Schwanzspitzenlänge — gemessen, die Zählung der Urwirbel vorgenommen, ferner die äußere Entwicklung und der Entwicklungsgrad einzelner Organe zu Hilfe genommen. Die Schnittdicke betrug durchschnittlich 15 μ.

Historische Übersicht.

In der folgenden historischen Übersicht habe ich mich bemüht, die über Hypochorda bisher erschienene Literatur möglichst vollständig anzuführen, was in keiner der bis dahin erschienenen Arbeiten geschehen ist. Zumeist konnte ich die betreffenden Arbeiten selbst durchlesen; die Schriften, welche mir nicht zur Verfügung standen, sind nach andern Autoren zitiert. Die Literatur ist so geordnet, daß sie in der Reihenfolge der Klassen der niederen Wirbeltiere besprochen wird.

Fische.

v. Kupffer hat für *Petromyzon Planeri* folgende Entstehungsweise der Hypochorda angegeben (S. 503). Die Hypochorda zeigt sich zuerst im Grenzgebiete zwischen Kopf und Rumpf entwickelt, indem je die beiden mittleren Zellen in der dorsalen Wand des Darmes sich in schräger Richtung verlängern, sich dorsalwärts verschieben und schließlich aus der epithelialen Darmwand ausgeschaltet werden. Die Nachbarzellen rücken an die Stelle der verschobenen ein. So geht der Prozeß kopf- und caudalwärts weiter. Nach den Zeichnungen kommt die Hypochorda später zwischen Aorta und Chorda zu liegen.

Leydig erwähnte 1852 die Hypochorda zuerst bei Selachiern (Hai); er verlegte sie aber irrtümlicherweise in die Chorda hinein.

Semper beschreibt 1875 die Hypochorda als »hypochordalen oder subchordalen Zellstrang« bei einigen Selachiern (*Mustelus*, *Scyllium*, *Acanthias*). Er beobachtete das spurlose Verschwinden des Stranges und hat ihm eine große Bedeutung bei der Vergleichung der Wirbeltiere mit den Wirbellosen beigelegt, ohne indes Genaueres anzugeben.

C. K. Hoffmann erwähnt bei der Besprechung der Entwicklung der Aorta von *Acanthias vulgaris* auch die Subchorda. Aus dem Urdarme soll sich dorsal ein Stück abgliedern unter gleichzeitiger Modifikation der Hypoblastzellen in Hämenchymzellen. Diesen so veränderten Teil des Urdarmes nennt er »Aortadarm«. Die Zellen der Rückenwand des Aortadarmes sind voluminöser als die der Seitenwände und bilden die Anlage des Subchordalstranges oder der Subchorda. »Die Subchorda ist also nichts andres als ein verdicktes Stück der dorsalen Aortawand.« Nach hinten schnürt sie sich als strangförmiges Gebilde mehr oder weniger deutlich vom Aortadarme ab, und caudalwärts erscheint sie als eine axiale Proliferation des Urdarmes, um endlich vollständig zu verschwinden. Die zahlreichen Mitosen in der Subchorda und die von ihr sich abschnürenden Zellenkonglomerate scheinen Hoffmann dafür zu sprechen, »daß die Subchorda phylogenetisch ein blutbereitendes Organ gewesen und bei *Acanthias* als solches noch tätig ist«.

Rabl gibt für die Hypochorda der Selachier (*Pristiurus*) an, daß sie segmental angelegt wird. Die Segmente verschmelzen sehr schnell; es deuten nur die regelmäßigen Volumschwankungen auf diese Art der Entstehung hin, indem die Leiste in den vertebralen Abschnitten merklich höher ist, als in den intervertebralen. Ein Lumen wurde nicht beobachtet. Er unterscheidet eine Kopf- und eine Rumpfhypochorda; letztere erscheint früher. Die Kopfhypochorda beginnt hinter dem Aortensinus und erstreckt sich bis zur Höhe der Gehörbläschen. »Aortensinus oder Rückerts Kopfsinus liegt hinter dem zum Rachenepithel hingebogenen vorderen Chordaende und bezeichnet die Stelle, hinter welcher der Beginn der Hypochorda zu suchen ist.« Diese erscheint anfänglich als eine schmale, niedrige Erhebung der dorsalen Darmwand; später ist sie unmittelbar hinter dem Kopfsinus an ihrem Vorderende vom Darme getrennt. Die Rumpfhypochorda erscheint am Hinterende des Kopfes und erstreckt sich als zusammenhängender Strang, dessen Ablösung vom

Darme schnell von vorn nach hinten fortschreitet, bis zum Schwanzanfange. In der Schwanzregion fehlt die Hypochorda. Eine Verbindung des vorderen Rumpfteils der Hypochorda mit dem Entoderm bleibt noch länger bestehen; es erstreckte sich nämlich bei *Pristiurus*-Embryonen von 34—35 Somiten von der Kopfhypochorda eine dorsale Verdickung der Darmwand bis zum vorderen Teile der Rumpfhypochorda. Die unpaaren Aorten vereinigen sich bei der Ablösung der Hypochorda, wobei eine Zeitlang Aorteninseln gebildet werden, die aber bald verschwinden. Über das Schicksal der Hypochorda berichtet Rabl nichts.

Balfour sagt, daß sich unmittelbar nach der Bildung der Chorda bei sämtlichen Ichthyopsiden von der Dorsalwandung des Darmkanals ein stabförmiger Körper abspaltet — von provisorischer Existenz — der subchordale Strang oder subnotochordale Strang. Die Sonderung geht von vorn nach hinten vor sich. Er unterscheidet einen Kopf- und Rumpfteil. Die vordere Partie entsteht infolge Wucherung entodermaler Zellen; im hinteren Teile entsteht er wie ein Ausschnitt aus dem bedeutend dickeren Darmdache. Der kleinere Kopfteil entsteht später und vergeht früher. Am Vorderende des Rumpfteils sah er noch nach vollendeter Abschnürung einen stielförmigen Zusammenhang mit dem Entoderm. Bei voller Ausbildung, wenn die Rückenaorta zwischen dem Strange und der Darmwand liegt, endigt die Subchorda vorn etwas vor der Höhe der Gehörbläschen, aber noch kurze Strecke hinter dem Vorderende der Chorda; nach hinten geht sie bis zum Ende des Schwanzdarmes. Während der Abschnürung soll sich ein Divertikel der Darmhöhle in die Subchorda erstrecken. Sie verschwindet schnell von vorn nach hinten.

Ziegler tut in seinem »Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere« der Hypochorda der Selachier nur kurze Erwähnung und bildet sie auf Querschnitten von Embryonen von *Torpedo*, *Pristiurus* und *Scyllium* ab. Die Hypochorda der Teleostier beschreibt er als einen dünnen, schmalen Strang dicht unter der Chorda, der sich von der aufsteigenden Darmfalte ablöst.

Salensky findet bei *Acipenser ruthenus* eine »ligne souscordale«, die bald nach Schluß der Medullarrinne aus dem median gelegenen Teile der dorsalen Wand der primitiven Darmhöhle als ziemlich dünner Strang entsteht und zuerst nur aus zwei Reihen dünner Zellen besteht. — Bei 3 Monate altem *Acipenser* soll sich nach

Bridge (nach Balfour zitiert) und Salensky die Hypochorda in das Ligamentum longitudinale inferius umbilden. Ebenso sagt von Kupffer, daß sich bei *Acipenser ruthenus* die Hypochorda zu einem starken elastischen Bande umgestalte.

Oellacher beschreibt bei der Forelle unter dem Namen »Aortenstrang« ein unter der Chorda gelegenes Gebilde, das die Hypochorda ist. Der Strang soll aus den obersten Zellen des Darmdrüsenblattes entstehen und die erste Anlage der Aorta darstellen.

Nach Wilson entwickelt sich die Hypochorda bei *Serranus atrarius* aus den obersten Zellen der Darmfalte vor Schluß des Darmkanals und stellt nach ihrer Entwicklung einen soliden Zellstrang dar. Die Schwanzhypochorda soll ein Rest des Schwanzdarmes sein.

Henneguy bezeichnet die Hypochorda bei Forelle und Lachs als »tige subnotocordale ou sous-notocordale«. Sie stellt einen soliden Strang von 3—4 Zellen auf dem Querschnitte dar und entsteht in der mittleren Körperregion aus der oberen Partie der Entodermfalte, indem ihre Differenzierung von vorn nach hinten fortschreitet. Die Kopfhypochorda entwickelt sich später als die Rumpfhypochorda. Ein Lumen hat er in der Hypochorda nicht beobachtet. Über die Bedeutung dieses rudimentären Organs weiß er nichts anzugeben, außer einem Hinweis auf eine von Eisig aufgestellte Hypothese.

Felix erwähnt die Hypochorda nur nebenbei und verweist auf die Arbeit von Franz.

Franz untersuchte auf Anregung von Stöhr die Entwicklung der Hypochorda und des Ligamentum longitudinale ventrale beim Lachs und bei der Forelle.

Die Hypochorda entwickelt sich aus dem Entoderm und schnürt sich von dem Darmstrange ab. Die erste Anlage fand er bei einem Forellenembryo von 17 Myomeren in der Gegend des 5.—14. Myomers. Der Darmstrang ist hier noch solid; seine der Chorda am nächsten liegenden Zellen grenzen sich durch einen scharfen Kontur von ihren Nachbarzellen ab; sie sind rundlich und mit hellem Protoplasma versehen. Die Differenzierung findet nicht gleichmäßig auf der ganzen Strecke statt. Hierauf wird der Darmstrang hohl und durch seitlich von ihm auftretende Zellmassen, die Anlagen der Blutgefäße, ventralwärts gedrängt. Dadurch wird seine Verbindung mit den Hypochordazellen zu einer schmalen Leiste ausgezogen,

die nun fast zu gleicher Zeit einer von vorn nach hinten schreitenden Rückbildung unterliegt. Dabei bleiben aber metamer angeordnete Hypochordabrücken bestehen. Diese verschwinden auch bald. Zwischen Hypochorda und Darm schiebt sich die Aorta ein. Die Kopfhypochorda bleibt am längsten mit der Darmwand in Verbindung, wird aber schließlich auch durch das Vorwachsen der Aorta durch Mesenchymgewebe abgetrennt. Jetzt stellt die Hypochorda einen dünnen, soliden Zellstrang dar, der vorn bis zur Herzgegend sich erstreckt und nach hinten sich in den Darm verliert. In den caudalen Partien entwickelt sich die Hypochorda aus dem Schwanzdarm unter Rückbildung desselben, was besonders bei Lachsembryonen festgestellt werden konnte. Darm und Hypochorda sind durch die Aorta getrennt, soweit letztere reicht. Dann bleibt der Schwanzdarm in Berührung mit der Chorda. Der Rest des Schwanzdarmes entspricht der Hypochorda. »Das caudale Ende der fertig gebildeten Schwanzhypochorda ist der Schwanzspitze näher, als das caudale Ende des Schwanzdarmes in frühen Stadien der Entwicklung gewesen war.« Dies beruht nicht auf einem selbständigen Wachstum der Hypochorda nach hinten, sondern auf der immer weiter caudalwärts fortschreitenden Differenzierung des Schwanzdarmes aus der gemeinsamen Zellmasse des Schwanzes.

Das Ligamentum longitudinale ventrale entsteht nach Franz aus den Zellen des axialen Mesenchyms, die die Hypochordazellen von allen Seiten umgeben. Die Hypochorda war stets von dem umgebenden Gewebe scharf abgegrenzt. Die Zellen zeigten außerdem Erscheinungen von Kernzerfall. Bei der Forelle geht die Hypochorda nach längerer, beim Lachs nach kürzerer Zeit zugrunde, »ohne sich am Aufbau irgendwelcher Organe zu beteiligen«.

Sobotta macht auf die Beziehungen der Hypochorda zu den Blutstrangsanlagen der Teleostier (Salmoniden) aufmerksam. Die Blutstränge beider Seiten, die den Raum zwischen Entoderm, Chorda, Urwirbel, Vornierengang und Seitenplatten ausfüllen, werden in der Medianlinie getrennt durch einen dünnen Zipfel Entoderm, welcher Darmentoderm und Hypochorda verbindet. »Das ventralwärts Wachsen der Blutstrangsanlagen und die Vermehrung ihrer Zellen bewirkt die Ablösung der Hypochordaanlage vom Entoderm.« Die in der Mitte sich vereinigenden und dann zwischen Entoderm und Aorta resp. Hypochorda liegenden Blutstränge werden mitunter noch durch Hypochordabrücken getrennt, die aber nicht in der von Franz beschriebenen regelmäßigen, segmentalen Anordnung sich finden.

Die von Goette gemachten Beobachtungen bei der Forelle siehe bei Amphibien (*Bombinator*) nach.

Kollmann weist in seinem Lehrbuche der Entwicklungsgeschichte des Menschen kurz auf das Vorkommen eines subchordalen Stranges bei den Fischen — (und Amphibien) — hin; dieser soll von derselben Länge wie die Chorda und das Darmrohr sein.

Während alle Autoren, die die Hypochorda der Fische beschrieben haben, sie entodermalen Ursprungs sein lassen, ist nach Perény der subchordale Strang bei *Torpedo marmorata* mesodermaler Herkunft; er vermutet in ihm den Überrest eines verkümmerten Gefäßes.

Amphibien.

Goette untersuchte die Hypochorda bei *Bombinator* und Forelle und wies zuerst auf die entodermale Entstehung derselben hin. Er bezeichnete die Hypochorda als »Achsenstrang des Darmblattes«, der sich als solider Strang von der Mitte des Vorderdarmes bis zum Ende des Schwanzdarmes bilde. Nach der Abschnürung vom Darmblatte kommt er zwischen Chorda dorsalis und Aorta zu liegen; er erscheint bald pigmentiert und soll sich bis zum Ende des Larvenlebens erhalten. Anfänglich glaubte Goette eine Beziehung des Achsenstranges zum Lymphgefäßsystem gefunden zu haben; ein Teil des letzteren sollte aus dem Strange entstehen. Ferner glaubte er, daß vom Achsenstrange in das Aortenlumen wachsende Fortsätze da Blutkörperchen bilden sollten. Diese beiden Annahmen ließ er später in seinem Buche über die Unke (1875) wieder fallen; es sollten die erwähnten Fortsätze nicht frei ins Aortenlumen hineinragen, sondern nur die Aortenwand einstülpen.

Field macht in seiner Arbeit über die Entwicklung der Wirbelsäule der Amphibien Mitteilungen über die Hypochorda derselben; er sah sie bei *Amblystoma* und *Alytes*. Nach ihm beginnt die Hypochorda zuerst in der Vornierengegend, um von hier aus nach beiden Richtungen cranial- und caudalwärts sich auszubilden. Der anfängliche Zusammenhang der beiden Enden mit dem Entoderm wird aufgegeben, sie wird nun ganz frei und ist mit einer eignen der ersten Chordahülle ähnlichen Cuticula versehen. Diese Hypochordahülle ist zuerst von Field festgestellt worden. Das Vorderende der Hypochorda bleibt stets hinter dem vorderen Ende der Chorda und geht nicht ganz bis zur Höhe der Ohrbläschen nach vorn.

Bei *Amblystoma* fand sich zuweilen ein isoliertes Stück in der Höhe der Gehörbläschen. In der Höhe des zweiten Myomers hat er in einem ziemlich späten Stadium noch eine Verbindung des Entoderms mit der Hypochorda gesehen. Eine segmentale Anordnung vermutet Field aus dem Grunde, weil er regelmäßige Volumschwankungen des Gebildes gefunden hat, die zuweilen der Urwirbeleinteilung entsprechen. Den caudalen Teil beschreibt er als Leiste des Schwanzdarmes.

Die Rückbildung erfolgt während der Ausbildung der häutigen Wirbelsäule von vorn nach hinten, indem die Hypochorda »von Bindegewebe umflossen« wird. Er vermutet, daß sie nichts zur Bildung eines bleibenden Organs beitrage. Er denkt ebenso wie Balfour an eine Analogie der Hypochorda mit dem dorsalen Nebendarm, den seiner Angabe nach Ehlers bei Borstenwürmern fand.

Hasse suchte einmal die Bedeutung der Hypochorda darin, daß von ihr aus das skeletogene Gewebe entstehe. Später aber leitete er es von der Gefäßscheide der Aorten ab nach Untersuchungen an *Triton taeniatus*.

Bergfeldt: Bei *Alytes obstetricans* tritt die Hypochorda auf, wenn die Chorda selbständig wird, indem im Entoderm des Darmdaches eine Spaltbildung auftritt, welche in der dorsalen Mittellinie eine schollenförmige Platte abhebt, die ziemlich breit und niedrig ist. Schon frühzeitig erhält sie eine feine Cuticula, die von den Hypochordazellen selbst abgeleitet werden muß, und legt sich der Chorda dicht an. Nachdem zwischen Hypochorda und Darm Bindegewebe und Aorta sich eingeschoben haben und die bindegewebige Scheide der Chorda gut charakterisiert ist, zeigt das Gebilde seine höchste Entwicklung. Die Hypochorda liegt dann der ventralen Wand der Chorda dicht an, ist platt, bohnen- oder nierenförmig und buchtet selbst die dorsale Wand der Aorta nach deren Lumen hin vor. Der Zusammenhang mit dem Entoderm bleibt nur am Vorder- und Hinterende erhalten; hierdurch und durch eignes Wachstum (Mitosen) folgt der Strang der Vergrößerung des Körpers. — Im Verlaufe des Schwanzdarmes bildet sich die Hypochorda in der Form einer Leiste, die durch Zellenwucherung entstanden ist, sich schnell ablöst und nun auf dem Querschnitt auch platt oval aussieht. Der cranialwärts wachsende Abschnitt des Rumpfteils bildet sich in Form eines Wulstes durch Zellvermehrung des hier dünneren Darmdaches, der sich dann abschnürt. Der Querschnitt der Hypochorda wird caudalwärts immer kleiner. Im äußersten Schwanzende fließen

Hypochorda, Chorda, Darm und Medullarrohr zu einer gemeinsamen Zellmasse zusammen. Das Vorderende der Rumpfhypochorda findet Bergfeldt in der Höhe des ersten Myomers hinter den Ohrbläschen. Nur einmal bestand vorn in der Höhe der Gehörbläschen in einer Serie mit 14 Rumpfmyomeren ein isolierter Hypochordahaufen, etwa 45 μ lang, der in leistenförmigem Zusammenhange mit dem Rachenepithel stand. Bergfeldt identifiziert diesen Teil mit dem Kopfteil der Hypochorda, wie er von Balfour, Stöhr, Rabl, Field beschrieben worden ist.

Die Rückbildung erfolgt von vorn nach hinten. Am längsten finden sich noch zusammenhängende Hypochordateile im Schwanze. Bei dem Untergange wird das Organ von perichordalem Gewebe umgeben und so gleichsam eingeschnürt. Die Zellkerne zeigen dabei Zerfallserscheinungen.

In frühen Stadien findet Bergfeldt eine segmentale Entstehungsweise angedeutet, ohne daß aber eine Sonderung der Segmente, wie sie von Stöhr bei *Rana* beschrieben wurde, stattfindet. Für die segmentale Anlage sprechen später noch deutliche Volumschwankungen der Hypochorda, die ziemlich genau mit der Urwirbelgliederung zusammenfallen. — Cranial vom vorderen Rumpfteile finden sich sehr inkonstant rudimentäre, isolierte Stücke der Hypochorda, die wahrscheinlich bei ihrer rudimentären Anlage und vor ihrem schnellen Vergehen nicht mehr mit dem Rumpfteile in Verbindung treten konnten. Hypochordabrücken wurden in jungen Stadien am Vorderende, in späteren nur am Hinterende gefunden. Eine segmentale Anordnung von Brücken und Aorteninseln konnte nicht festgestellt werden.

Der Schwanzdarm, der, obgleich großenteils solid, gleichfalls Hypochorda liefert, erreicht seine höchste Entwicklung, wenn diese bereits in Rückbildung begriffen ist.

Ein Lumen wurde nie in der Hypochorda von *Alytes* gesehen.

Über die Bedeutung des rudimentären Organs gibt Bergfeldt weiter nichts an, als daß es keine Anlage eines dauernden Gewebes bildet.

Stöhr beschreibt die Entwicklung der Hypochorda bei Embryonen von *Rana temporaria* von 3,2—13,5 mm Länge. Sie »entsteht aus dem Entoderm als eine pigmentierte Leiste der dorsalen Darmwand. Man unterscheidet eine Kopf- und eine Rumpfhypochorda. Erstere entsteht wie die Rumpfhypochorda und ist ein unscheinbarer, vor dem ersten Myomer gelegener, länglich ovaler

Körper, der nicht mit der Rumpfhypochorda zusammenhängt und bald wieder verschwindet. Die Rumpfhypochorda schnürt sich, vom Kopfe zum Schwanze vorschreitend, von der Darmwand allmählich ab, jedoch so, daß anfangs noch eine Anzahl von Verbindungsbrücken mit der Darmwand bestehen bleibt. Die anfänglich segmentale Anordnung dieser Brücken wird späterhin etwas undeutlicher. In der Rumpfhypochorda treten nun Hohlräume auf, die an einzelnen Stellen derart angeordnet sind, daß die Hypochorda aus (segmentalen?) caudalwärts umgebogenen Schläuchen zusammengesetzt erscheint. Damit ist der Höhepunkt der Entwicklung erreicht, die Verbindungsbrücken, von denen sich die cranialst gelegenen am längsten erhalten, schnüren sich von der Darmwand ab, so daß nun keinerlei Zusammenhang zwischen dieser und der Hypochorda besteht. Unter Abplattung und Auseinanderweichen ihrer Elemente bildet sich die Hypochorda völlig zurück. Eine Beteiligung der Hypochordaelemente am Aufbau andrer Organe, etwa der Milz oder der Lymphgefäße, ist durchaus nicht nachweisbar«.

Ziegler erwähnt in seinem Lehrbuche den Hypochordalstrang der Amphibien und verweist auf die Arbeiten von Stöhr und Bergfeldt.

Sutton schreibt, daß bei Amphibien ebenso wie bei Fischen unmittelbar nach der Bildung der Chorda eine sich von der dorsalen Wand des Darmkanals abspaltende Verdickung auftritt, der sogenannte Subnotochordalstrang — »the subnotochordal rod«. Er vermutet in Übereinstimmung mit Salensky, Balfour und Bridge, daß das vordere gemeinsame Band der Wirbelsäule dem Untergange jenes Stranges in letzter Linie seine Entstehung verdanke.

Bei *Rana temporaria* will er sich selbst davon überzeugt haben, daß nach dem Verschwinden des Subnotochordalstranges ein diesen ersetzendes Band auftritt. Schließlich meint Sutton, wenn der erwähnte Strang bei den höheren Wirbeltieren noch nicht gesehen wurde, so sei dies damit zu erklären, daß der Bildungsprozeß eine Abkürzung erfahren habe; das Ligamentum longitudinale anterius der höheren Formen trete als rudimentärer Repräsentant jenes Stranges nach dem Gesetze der Heredität in die Erscheinung.

Wiedersheim spricht von der Hypochorda nur in einer Anmerkung (S. 44). Er stützt sich auf Klaatsch, wenn er sagt, daß »das zwischen Aorta und Chorda liegende Gebilde dem Amphioxus, allen Fischen und Amphibien in gewissen Perioden der Entwicklung gemeinsam ist und sich im Bereiche des Rumpfes und Kopfes in

der Form einer Leiste beziehungsweise Rinne aus der dorsalen Darmwand, d. h. aus dem Entoderm differenziert«. Es verfällt der Rückbildung, erhält sich aber teilweise als elastisches Band und soll das Rudiment der Epibranchialrinne des *Amphioxus* sein.

Die Subchorda der Gymnophionen wird von A. Brauer in dessen Arbeit über »die Exkretionsorgane der Gymnophionen« abgebildet als ein zwischen Aorta und Chorda gelegener, auf dem Querschnitte aus ein bis zwei Zellen bestehender Körper.

Reptilien.

Die bei Reptilien zu beobachtende hypochordale Bildung wird von den meisten Autoren, die sich mit der Embryologie der Reptilien beschäftigt haben, weder erwähnt noch abgebildet.

Meuron und Platt (zit. nach Prenant, S. 453) bilden sie ab; ersterer bei *Lacerta* und dieser bei *Necturus*.

Prenant wies zuerst nach, daß die von ihm entdeckte »lame pharyngienne« ein den Reptilien zukommendes und für sie charakteristisches Organ sei, und verglich sie mit der Hypochorda der Ichthyopsiden.

Prenant beschreibt bei Reptilienembryonen (*Anguis fragilis*, *Lacerta viridis*, *Agama Bibronii* und *Tropidonotus natrix*) eine in der Kiemenregion der dorsalen Pharynxwand median aufsitzende Leiste (lame pharyngienne), die gegen die Chorda dorsalis gerichtet ist. Die Leiste erscheint in einem bestimmten Alter — *Anguis* 10 mm Totallänge, *Lacerta* 4 mm Kopflänge, *Tropidonotus* 4,5 mm Kopflänge. Bei jüngeren Embryonen ist sie noch nicht vorhanden; hier erscheint eine auf dem Querschnitt dreieckig geformte Epithelverdickung mit einer Rinne als Vorläufer der lame pharyngienne. Die Leiste ist im ausgebildeten Zustande in dorso-ventraler Richtung sehr hoch, dagegen in querer Richtung sehr schmal. Ihr freier Rand ist leicht gekrümmt und fast überall durch eine deutliche Membran begrenzt. Die Leiste erstreckt sich über den Pharynx und einen Teil des Ösophagus. Bei *Anguis* soll sie diesen mit bilden helfen: »le bourgeon pharyngien est incorporé à l'oesophage et se creuse de lumières, qui communiqueront avec la cavité oesophagienne«.

Bei *Anguis* ist die Leiste am stärksten entwickelt, weniger bei *Lacerta*, noch weniger bei *Tropidonotus*. — Bei *Tropidonotus* kann sich das distale Ende der Leiste ablösen und bildet dann eine kleine, völlig isolierte hohle Epithelinsel median unter der Chorda. — Bei

einigen Embryonen von *Anguis* und *Lacerta* ist die Pharynxleiste an ihrem dorsalen Rande nicht mit einer deutlichen Grenzmembran versehen, sondern ihre Zellen scheinen mit den Mesenchymzellen der Umgebung und dem perichordalen Gewebe zusammenzuhängen, so als ob Mesenchymelemente durch Teilung und mesenchymatöse Umwandlung der epithelialen Elemente gebildet würden. Die Lage des dorsalen Endes der Pharynxleiste variiert je nach der Art des Objektes, es kann in das benachbarte Mesenchymgewebe sich einsenken, oder in das perichordale Gewebe hineinragen oder sogar mit der Chorda in Berührung kommen. — In der Region vor der lame pharyngienne ist die dünne Chorda der dorsalen Pharynxwand sehr genähert; diese bildet hier eine seichte Rinne. In vielen Fällen bildet sich zwischen dem Pharynxepithel und dem perichordalen Gewebe an dieser Stelle eine enge Verbindung — »connexion pharyngo-péricordale«. Alles spricht dafür, daß das mit dem Epithel verbundene perichordale Gewebe von ersterem Zellelemente erhält; ein — nach Prenants Ansicht — Beispiel dafür, eine wie wichtige Rolle das Entoderm beim Aufbau des Mesenchyms spiele. — Diese Verbindung verschwindet ebenso wie die Pharynxleiste bei älteren Embryonen.

Beide Bildungen folgen in cranio-caudaler Richtung aufeinander und sind fast unabhängig voneinander. Die Pharynxleiste wird von Prenant verglichen und homologisiert mit der Hypochorda der niederen Tiere: — »un organe comparable sinon homologue à l'hypocorde des Ichthyopsidés«. — Sie entstehe nämlich an der dorsalen Darmwand in der Medianlinie als eine von einer Leiste überragte Rinne, und kann auf diesem Stadium ganz wie die Hypochorda der Fische mit der Epibranchialrinne des *Amphioxus* verglichen werden. Der vordere Teil, »réduite à une connexion pharyngo-péricordale«, ist vergleichbar der Kopfhypochorda, der hintere: se présente à l'état de lame pharyngienne.

Prenant nimmt auch an, daß sich die Pharynxleiste segmental anlege, weil er beobachtet hat, daß sie zweimal hintereinander verschwindet und wieder erscheint, und weil er bei der Natter einen hohlen Fortsatz gesehen hat.

Vögel.

Die Hypochorda der Vögel ist bisher nur von vier Autoren untersucht und beschrieben worden; abgebildet findet sie sich bei

einigen weiteren. His beschreibt in seinen »Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes« eine vorspringende Leiste der dorsalen Darmwand. Auf zwei Schnitten von einem Hühnchenembryo (30 Stunden Bebrütungszeit) sieht man einen langen, von der Darmwand zur Chorda ziehenden Fortsatz (vgl. bei His Taf. VIII Figg. 2, 3 und 4). His sieht diesen vor den Gehörgrübchen liegenden Fortsatz als eine Verbindungsbrücke zwischen Chorda und Darmblatt an, die entstanden ist, als die beiden Organe sich voneinander entfernten. Später verschwand diese Verbindung vollständig. Ein schmaler, spaltförmiger Kanal setzte sich vom Darmlumen in die Tiefe dieser Brücke fort.

Balfour und Marshall fanden bei Hühnchenembryonen eine dorsale Verdickung des Hypoblasts in der Höhe der Gehörgrübchen, die sie als Rudiment des bei Ichthyopsiden vorkommenden subchordalen Stranges auffassen.

Saint-Remy bildet auf einem medianen Sagittalschnitte der Gegend der Seesselschen Tasche vom Entenembryo (62 Stunden Bebrütungszeit) zwei zahnförmige Fortsätze des hier stark verdickten Pharynxepithels gegen die Chorda zu ab.

Nicolas endlich beschreibt bei Vogelembryonen (*Anas domestica*, *Gallus domesticus*, *Phasianus pictus*, *Corvus monedula*, *Corvus corax*, *Pila caudata*, *Passer domesticus*, *Turdus merula*) eine hypochordale Leiste und Rinne »crête et gouttière hypocordales« des Kopfdarmes. Diese beiden Gebilde erscheinen zusammen bereits gegen Ende des zweiten Tages und erlangen je nach der Art des Individuums eine bedeutende Entwicklung. Die hypochordale Leiste entsteht als ein kontinuierlicher, medianer Fortsatz des Darmepithels oder als einfache Verdickung desselben. Die Entstehung des basalen Teils der Leiste ist vielleicht auf eine Faltung des Epithels zurückzuführen. Für eine segmentale Anlage ist kein Anzeichen vorhanden. Die hypochordale Leiste bleibt mit dem Darmepithel in Verbindung — ausgenommen in einem Falle — und geht keine Verbindung mit dem umgebenden Gewebe ein. Mit ihrem dorsalen Rande erreicht sie die Chorda. Nach hinten erstreckt sie sich meist nicht über die Gehörgrübchen hinaus. Die sich zwischen den Aorten einschiebende Rinne kann caudalwärts weiter gehen als die Leiste und besteht auch länger als diese. Die Leiste wird bereits von der Mitte des dritten Bebrütungstages nicht mehr gefunden.

Bei Entenembryonen von 10—20 Somiten fand sich die Leiste am stärksten ausgebildet und erstreckte sich kontinuierlich vom

Vorderende des Kopfdarmes bis zum vorderen Rande der Gehörgrübchen. Bei einigen Embryonen jedoch wurde die Leiste noch weiter caudalwärts über die Gehörgrübchen hinaus gefunden — einmal bis zur Höhe des zweiten Somits. In diesen Fällen war sie auch in mehrere bis zu drei aufeinanderfolgende Stücke getrennt, die man zum Teil als Überreste der Rumpfhypochorda oder als abgesprengte Teile der Kopfhypochorda ansehen kann.

Fasanenembryonen zeigen die hypochordale Leiste im Alter von 40—66 Stunden Bebrütungszeit (10—12 Somiten); sie erstreckt sich hier nur einmal über die Gehörgrübchen hinaus; nie wurde eine Trennung in einzelne Stücke beobachtet.

Bei Hühnchenembryonen von 42 Stunden Bebrütungsdauer fand Nicolas nur zweimal eine hypochordale Leiste mit Rinne. Bei einem Hühnchenembryo von 51 Stunden Bebrütungszeit sah er etwas vor dem ersten Somit einen isolierten hypochordalen Zellenhaufen auf zwei aufeinanderfolgenden Schnitten, der wahrscheinlich als Überrest der Hypochorda anzusprechen ist.

Bei Sperling und Rabe beobachtete er nur eine Rinne mit hypochordaler Verdickung des Epithels.

Nicolas hält die hypochordale Leiste für eine der Kopfhypochorda der Fische und Amphibien homologe Bildung. Über die morphologische Bedeutung der Kopfhypochorda, die er als eine »formation réduite, souvent très rudimentaire, inconstante même« bezeichnet, glaubt er bei dem Stande unsrer Kenntnisse des Organs nichts Bestimmtes aussagen zu können.

Über die Bedeutung ist, abgesehen von kleineren, schon oben mit erwähnten Arbeiten, nur eine etwas ausführlichere, nämlich die von Klaatsch »über die morphologische Bedeutung der Hypochorda« erschienen. Vor der Besprechung dieser Arbeit führe ich hier noch Eisig an, der den subchordalen Strang mit einem bei den Capitelliden vorkommenden Organe, einem unter der ganzen Länge des Darmkanals hinziehenden Rohre, dessen Lumen sich vorn in das des Darmes fortsetzt, vergleicht. Irgendein direkter genetischer Zusammenhang zwischen Eisigs Organ bei den Capitelliden und dem Subchordalstrang der Chordaten ist nach Balfours Ansicht nicht anzunehmen.

Klaatsch. Bereits 1893 wies dieser Autor darauf hin, daß das zwischen den Basen der Hämalbögen der Elastica aufliegende Ligamentum longitudinale ventrale zum großen Teile aus dem subchordalen Strange hervorgehe, indem dabei die epithelialen Elemente des Stranges eine gewebliche Modifikation durchmachten.

1897 stellte Klaatsch, gestützt auf die Untersuchungen von Leydig, Goette, Semper, Balfour, Rabl, Stöhr und auf eigne an *Torpedo*- und *Pristiurus*-Embryonen, sowie auf Schnittpräparate von jüngeren und ausgewachsenen *Amphioxus* eine Hypothese über die Phylogenese der Hypochorda auf. »Sie ist das Rudiment eines noch bei *Amphioxus* in Funktion stehenden Organs, der Epibranchialrinne. Mit dieser teilt sie die entodermale Entstehung an der dorsalen Darmwandung unter der Chorda zwischen den paarigen Aorten. Das Auftreten der Hypochordalrinne als ontogenetisches Stadium erinnert an den *Amphioxus*-Zustand.« »Beim erwachsenen *Amphioxus* ist das Organ auf den Kiemendarm beschränkt, aber bei jugendlichen Tieren findet es sich noch weiter caudal. Die weite Ausdehnung des rudimentären Organs über den Darm bei höheren Formen ist eine sekundäre Erscheinung.«

»Es besteht kein Grund, die Hypochorda von metameren dorsalen Darmdivertikeln abzuleiten. Das Schicksal der Epibranchialrinne ist verknüpft mit dem der Hypobranchialrinne. Die Umgestaltung des Kiemendarmes läßt beide Organe rudimentär werden. Die Hypochorda scheint im wesentlichen dem Untergange verfallen, doch erhält sie sich teilweise als elastisches Band; vielleicht spielen ihre Elemente noch eine weitere Rolle. Die Reduktion der Hypochorda bedingt durch die Ermöglichung der Entfaltung einer unpaaren Aorta einen wesentlichen Fortschritt in der Gestaltung des Chordatenorganismus.«

Die von Stöhr angegebene segmentale Entstehung der Hypochorda bei Amphibien — Vereinigung segmentaler Darmdivertikel — hält Klaatsch für eine vielleicht nur den Anuren zukommende Besonderheit.

Erwähnt sei noch der Befund, den Klaatsch auf einem frühen Stadium von *Torpedo* (7 mm) erhob. Die Hypochorda ist vorn weiter entwickelt wie hinten; »wo die Sonderung aus dem Entoderm sich erst vollzieht, da drängt sich die ‚Hypochordalrinne' in Form eines abgestutzten Kegels gegen die Chorda vor; von diesem schnürt sich die Hypochorda ab«.

Zumstein beobachtete bei Entenembryonen aus der Zeit der ersten Urwirbelanlagen bis zu solchen mit acht Urwirbeln in der dorsalen Wand des Kopfdarmes eine Verdickung des Entoderms, welche sich an den Kopffortsatz anschloß und in dieser Verdickung zuweilen einen kurzen Kanal mit epithelähnlicher Anordnung der Zellen, zugleich eine Rinnenbildung des Entoderms. Es war nicht

sicher festzustellen, ob der Kanal aus der Rinne des Entoderms hervorging. Fehlte der Kanal, so war wenigstens eine auffällige Gruppierung der Zellen in der Entodermverdickung zu erkennen.

Am Schlusse der historischen Übersicht sei noch Gegenbaur angeführt, der sagt, daß die Hypochorda aus entodermalem Material entstehe und sich zu einem subchordalen aus Zellen zusammengesetzten Strange forme. »Diese bei niederen Tieren verbreitete, bei den höheren vermißte Hypochorda stellt eine rätselhafte Bildung dar.«

Einiges zur Phylogenese der Hypochorda.

Die Hypochorda tritt uns bei den verschiedenen Klassen der niederen Wirbeltiere in einer charakteristischen Reihenfolge entgegen. Nehmen wir mit Klaatsch die Epibranchialrinne als Anfangsstadium, so haben wir hier eine sich über den ganzen Kiemendarm erstreckende Rinne mit modifiziertem Epithel, also eine median gelegene dorsale Partie der Darmwandung, der wegen ihrer Differenzierung eine besondere Bedeutung zukommen muß.

Die Cyclostomen zeigen, soweit die wenigen Beobachtungen uns ein Urteil gestatten, einen aus der dorsalen Darmwand hervorgehenden soliden, sich später zwischen Aorta und Chorda einschiebenden Strang.

Die Fische besitzen bei der Entstehung der Hypochorda teilweise eine Rinnen- oder Faltenbildung der dorsalen Darmwand. Im ausgebildeten Zustande ist die Hypochorda ein über den ganzen Darm sich erstreckender solider Zellstrang, der sich seiner Entstehung nach einteilen läßt in eine Kopf-, Rumpf- und Schwanzhypochorda. Alle drei Teile sondern sich vom Darme ab und kommen zwischen Aorta und Chorda zu liegen. In der nächsthöheren Gruppe der niederen Wirbeltiere stellen sich die Verhältnisse ähnlich wie bei den Fischen: Es ist bei Amphibien ein solider hypochordaler Zellstrang vorhanden; dessen Kopfteil beginnt weniger deutlich in die Erscheinung zu treten; am Kopfteile ist eine seichte Rinne median vorhanden. Die Reptilien zeigen eine reduzierte Form der hypochordalen Bildung. Es kommt zur Entwicklung einer medianen Leiste, die sich nicht mehr über den ganzen Darm erstreckt wie bei Fischen und Amphibien, sondern nur noch über den Vorderdarm. Außerdem löst sich die Leiste nicht von dem Entoderm ab, abgesehen von wenigen Fällen. Unter der Leiste wird besonders cranialwärts eine deutliche hypochordale Rinne sichtbar. Wo die Leiste nicht ausgebildet ist, erscheint

wenigstens über der Rinne eine merkliche Verdickung des Epithels. Bei den Vögeln endlich ist die Hypochorda noch weiter rückgebildet. Sie erscheint nur noch als Leiste und Rinne am Kopfdarme und erstreckt sich nur selten noch eine kurze Strecke über die Kopfregion hinaus. Selten löst sich ein Teil dieser Leiste ab und wird frei. Zuweilen tritt in ihr ein Kanal auf.

Wir haben hier also eine Reihe sich voneinander sehr gut ableitender Entwicklungsformen einer und derselben hypochordalen Bildung vor uns. Diese zeigt sich in der ganzen Reihe der niederen Wirbeltiere bis zu den Vögeln hinauf. In Anbetracht dieses letzten Umstandes kommt dem Untersucher mit Notwendigkeit der Gedanke, ob sich nicht bei den höheren Wirbeltieren, den Mammalia, ein Überrest der Hypochorda in irgendeiner Form finden läßt. Denkbar wäre es, daß an irgendeinem Teile des Darmrohres in einer frühen Embryonalzeit Zustände sich fänden, die sich phylogenetisch auf die hypochordale Bildung zurückführen und auch durch dieselbe erklären ließen.

Bei *Homo* ist in einer bestimmten Embryonalzeit der Enddarm zu einer dorsalen Falte, in die das Lumen des Darmrohres geht, ausgezogen. Die Form, die auf dem Querschnitt das Bild einer von dem Darme ausgehenden dorsalen Rinne gibt, wie man an dem Keibelschen Modell Nr. I sehen kann, bietet ganz das Verhalten, wie es für die Entstehung der Hypochorda bei einigen Formen, wo die Hypochorda sich von einer Darmfalte ablöste, beschrieben worden ist. Gegen eine solche Deutung spricht, daß bei Reptilien und Vögeln Rudimente der Hypochorda nur am Kopf- und Vorderdarm beobachtet sind. Jedenfalls wäre es notwendig, zunächst bei den niedrigsten Mammalien, Monotremen und Ornithodelphiern nach dem Verbleiben der Hypochorda zu forschen. Erst dann wäre die Richtigkeit einer solchen Deutung für den Menschen gestützt.

Immerhin wäre es denkbar, daß von einem rudimentären Organe, dessen Erscheinungsformen mannigfaltig sein können, sich auch am Enddarme irgendwelche Residuen finden, die manche noch unaufgeklärte Erscheinungen erklären könnten.

Inwieweit die Versuche mancher Autoren, die Hypochorda auf ein bei den Wirbellosen sich findendes Organ zurückzuführen, berechtigt sind, kann hier nicht untersucht werden. Es genügt, die Eisigsche und Ehlerssche Hypothese angeführt zu haben.

Daß aus Organen, die bei den niederen Wirbeltieren eine bestimmte Funktion und Gestaltung hatten, sich im Laufe einer

phylogenetischen Umwandlung Organe von andrer Form und Funktion entwickelt haben, dafür ist ein Beispiel die Hypobranchialrinne der Tunicaten, auf die ja die Glandula thyreoidea der Wirbeltiere sich zurückführen läßt. Es wäre damit die Vermutung gerechtfertigt, daß dorsal vom Darm gelegene, eventuell aus ihm entstehende Organe, wie z. B. dorsales Pankreas, Schwimmblase, Divertikel usw. in einer genetischen Beziehung zu jenem Gebilde stünden, das uns bei den Wirbeltieren nur noch in Form einer mehr oder minder rudimentären Hypochorda bekannt ist.

Eigne Untersuchungen.

Für meine an Larven von *Salamandra maculosa* gemachten embryologischen Untersuchungen hatte ich rund 40 Serien hergerichtet. Aus der Reihe interessanter Themata, die sich mir bei dem Studium der Organentwicklung von *Salamandra* darboten, habe ich aus in der Einleitung angeführten Gründen die Entwicklung und das weitere Verhalten der Hypochorda ausgewählt.

Für das Studium der Hypochorda erwiesen sich aus obiger Anzahl 20 Serien als geeignet. Diese rührten von Embryonen von 4,0—18,5 mm Totallänge her.

Bei der Beschreibung der Befunde habe ich eine Einteilung der verschiedenen Stadien in vier Gruppen oder Entwicklungsperioden für zweckmäßig erachtet. Für die Einteilung war der Entwicklungsstand der Hypochorda maßgebend.

In der ersten Periode differenziert sich die Hypochorda aus dem Entoderm und beginnt sich abzuschnüren. In der zweiten ist die Hypochorda in ihrem Hauptabschnitte vom Entoderm losgelöst und lagert sich die Aorta zwischen Darm und Hypochorda; der craniale und caudale Teil stehen noch in Verbindung mit dem Entoderm. Das folgende dritte Stadium zeigt die Hypochorda auf der höchsten Entwicklungsstufe — sie ist in ihrem ganzen Verlaufe selbständig geworden mit Ausnahme der hintersten Partie im Schwanze. Es besteht eine Teilung der Hypochorda in drei Abschnitte — Kopf-, Rumpf- und Schwanzteil. Die Aorta liegt überall zwischen Hypochorda und Darm. Diesem Stadium folgt unmittelbar die Rückbildung, die in der vierten Periode in Erscheinung tritt und zum Verschwinden der Hypochorda führt.

Für jedes Stadium greife ich eine Serie, die die in Betracht kommenden Erscheinungen am vollkommensten zeigt, heraus und

bespreche dieselbe ausführlich, während die übrigen in die gleiche Gruppe gehörigen nur aushilfsweise Verwendung finden.

Die erforderlichen Abbildungen habe ich als Umrißfiguren gezeichnet und eine solche Auswahl getroffen, daß aus ihnen eine genaue Vorstellung der für das Verständnis des Gebildes wichtigen Verhältnisse gewonnen werden kann.

Stadium I.

Die Anfangsstadien wurden an sieben Embryonen von 4—6 mm Länge und 9—12 Urwirbeln untersucht. Die jüngeren Embryonen lagen dem Dotter noch ganz an, die älteren waren bereits vorn und hinten im Begriffe, sich vom Dotter abzuheben. Zur näheren Bestimmung der Entwicklungszeit dienen die folgenden Angaben: Die sekundären Augenblasen sind ausgebildet. Die Linse ist als Verdickung des Ektoderms sichtbar. Die Gehörbläschen sind noch in Zusammenhang mit dem Ektoderm oder eben von ihm abgeschnürt. Die Chorda ist in der Ausdehnung des Darmlumens selbständig. Die innern Kiemenfurchen sind vorhanden.

Der Darm besitzt ein im ganzen gerade verlaufendes Lumen, das besonders im vorderen Teil sehr weit ist. Die Teilung des Darmes in drei Abschnitte, Vorder-, Mittel- und Enddarm, ist gut erkennbar an der verschiedenen Gestaltung des Lumens. Die Leberanlage ist am hinteren Ende des Vorderdarmes in Gestalt einer ventralen Grube vorhanden. Das dorsale Darmdach zeigt sowohl vorn wie hinten ungefähr die gleiche Höhe. Auf Querschnitten verläuft die dorsale Darmwand in den vorderen Partien gebogen, die gewölbte Seite sieht nach der Chorda (Fig. 1); während in den hinteren Rumpfpartien das Darmdach horizontal verläuft (Fig. 2). Die ventrale Darmwand wird von der großen Masse des Dotters gebildet. — Die Gewebe des Körpers sind noch ganz mit Dotter durchsetzt.

Die uns interessierenden Vorgänge spielen sich an der dorsalen Darmwand ab. Diese zeigt in der ersten Serie in der Ausdehnung vom ersten bis neunten Urwirbel eine median unter der Chorda gelegene Leiste, deren Breite ungefähr der der Chorda gleichkommt, deren Höhe sehr gering ist und hinter der des Entoderms weit zurückbleibt. Die Höhe beträgt bis zu einem Drittel der Breite der Leiste. An beiden Enden wird die Leiste flacher und sinkt in das Niveau des Darmdaches zurück. Auf Querschnitten präsentiert sich die Leiste als eine mit dem Entoderm in breitem Zusammenhange

stehende niedrige Entodermplatte (Figg. 1 und 2). Diese liegt dorsal der Chorda dicht an, gegen diese durch eine feine Membran abgegrenzt. Diese Membran — eine der ersten Chordahülle gleiche Cuticula — begrenzt auch die Seiten der Leiste und setzt sich in dem Winkel zwischen Leiste und Darmwand in die dem Darmdache eigne Cuticula fort. An Stellen, wo die Leiste stärker über das Niveau des Entoderms vorragt, geht die Cuticula bereits seitlich etwas zwischen die Darmwand und die Leiste hinein (Fig. 1) und beginnt so die Leiste auch ventral gegen den Darm abzugrenzen.

In der schollenförmigen Erhebung sind auf Querschnitten ein bis drei Kerne sichtbar, die teils mit ihrer Längsrichtung transversal (Fig. 2), teils dorso-ventral gestellt sind. Direkt unter der Erhebung und auch teilweise in ihr wurden mehrfach Mitosen gesehen, deren Spindeln dorso-ventral gerichtet waren. Die Leiste entsteht so, daß sich die median dicht unter der Chorda gelegenen Zellen aus dem Verbande der übrigen Entodermzellen herausheben und sich dorsalwärts wenden. Zugleich findet eine Wucherung von Zellen unter der zu bildenden Leiste statt, wodurch noch weitere Elemente in dieselbe gelangen. Die die Leiste bildenden Zellen platten sich ab, denn die ihnen gleichen Entodermzellen sind bedeutend höher. Die Leiste ist vorn vom zweiten bis fünften Myomer am stärksten ausgebildet, cranialwärts und caudalwärts wird sie niedriger. Außer dieser allgemeinen Abnahme sind noch einzelne Schwankungen in der Höhe an dicht hintereinander gelegenen Partien erkennbar. Dieses manchmal zu beobachtende An- und Abschwellen der Höhe findet sich unregelmäßig und ist nicht an die Segmentierung gebunden.

Der Vorderdarm, dessen Lumen sehr weit ist, zeigt, in der Höhe des ersten Myomers beginnend, eine etwa 120 μ lange mediane Rinne seiner dorsalen Wandung (Fig. 1). Der Rinne, die ein längliches, seichtes und schmales Divertikel des Darmes darstellt, liegt gegenüber der Anfangsteil der obenerwähnten Leiste. Nach hinten verschwindet die Rinnenbildung allmählich. Diese Gebilde — Leiste und Rinne — sind ihrer Lage zur Chorda nach als hypochordale zu bezeichnen. In der Leiste sehen wir den Anfang der Hypochordaanlage vor uns. Eine Fortsetzung des Darmlumens in die Leiste wurde nicht gesehen; auch keine Spaltbildung in der dorsalen Darmwand.

Auf mehreren Serien, die sich unmittelbar an die eben beschriebene anreihen, ist die Hypochorda etwas weiter entwickelt.

Die bereits bei der ersten Serie streckenweise beginnende Einsenkung der Cuticula zwischen Leiste und Darmwand hat sich weiter vollzogen, und zwar in der vorderen Rumpfregion. Die Leiste hat sich also hier ringsum mit einer Cuticula versehen und wird dadurch zu einem soliden, dorso-ventral abgeplatteten Zellstab oder Zellstrang zwischen Chorda und Aorta. Vor und hinter dieser abgeschnürten Partie ist die Leiste noch in unmittelbarem Zusammenhange mit der Entodermmasse, in der sie schließlich aufgeht. Der in seiner mittleren Partie ringsum begrenzte Zellstrang wächst nun so, daß die beiden mit dem Entoderm noch in Verbindung stehenden Enden Material aus diesen nehmen; außerdem sind in ihm selbst Mitosen sichtbar.

Die erwähnte Verbindung des Vorderendes der Hypochorda mit dem Entoderm ist in Fig. 3 zu sehen. Diese stellt einen Sagittalschnitt durch die Gegend des Vorderdarmes dar. Darm und Chorda, teilweise auch Hirn und Medulla, sind sagittal getroffen. Der Raum zwischen Chorda und Dach des Vorderdarmes ist mit einigen Zellen in der vorderen Partie durchsetzt. Etwa in der Mitte des Vorderdarmes geht aus der dorsalen Wand desselben ein schmaler Stab hervor, der sich weiterhin zwischen Chorda und Darmwand legt — von dieser durch eine feine Membran getrennt. Etwa in der Höhe der Leberbucht hört er auf sichtbar zu sein, weil hier die Schnittrichtung wegen der starken Krümmung des Embryos seitlich von der Medianlinie verläuft.

Auf Sagittalschnitten durch die vordere und mittlere Rumpfregion konnte die vom Entoderm bereits abgeschnürte Hypochorda als ein niedriger Zellstrang mit einer Kernreihe erkannt werden. In der vorderen Rumpfregion werden die Gefäßanlagen sichtbar. Die paaren Aorten liegen hier an der dorsalen Darmwand und gehen bis an die bereits abgeschnürte Hypochorda heran (Fig. 6).

Die erste Entstehung der Hypochorda ist demnach folgendermaßen aufzufassen: Die median unter der Chorda gelegenen Entodermzellen sondern sich gleich nach dem Selbständigwerden der Chorda von den übrigen Zellen ab, indem sie aus dem Verbande mit dem Entoderm austreten, um sich dorsalwärts über dem Niveau des Darmdaches zu einem leistenförmigen Gebilde von nicht ganz der Breite der Chorda zu formen. Dieser Prozeß beginnt in der vorderen Rumpfregion und schreitet von hier schnell nach hinten und auch nach vorn kontinuierlich weiter, wobei es vorkommen kann, daß kurze Strecken sich langsamer differenzieren. Die Zellen gehen teils fertig gebildet in die Leiste über, teils unter karyokinetischer

Kernteilung, so daß die Bildung der Leiste infolge des Prozesses der Abhebung von Zellen vor sich geht, dann auch durch Wucherung von Zellen. Die Leiste ist sofort nach ihrem Auftreten mit einer von ihren Zellen stammenden Cuticula begrenzt. Diese einfache Hülle umkleidet die Leiste bald ringsum, wodurch diese vom Darmdache völlig abgeschnürt wird. Dieser Abschnürungsprozeß beginnt auch in der vorderen Rumpfregion und geht ebenso wie die Bildung der Leiste nach hinten und vorn weiter. Die beiden Vorgänge, Leistenbildung und Abschnürung, folgen sich zeitlich schnell aufeinander. Gegen Ende des ersten Stadiums ist die Hypochorda etwa vom ersten bis neunten oder zehnten Urwirbel abgeschnürt und liegt nun als ein platter Zellstrang zwischen Chorda und dorsalem Darmdache. Das Vorder- und Hinterende dieses Stranges stehen noch in leistenförmigem Zusammenhange mit dem Entoderm. Für eine segmentale Entstehungsweise waren keine Anhaltspunkte vorhanden. Ein Lumen wurde nicht gesehen.

Stadium II.

Für das Stadium II standen vier Embryonen von 5,5—7,5 mm Länge und 14—19 Urwirbelpaaren zur Verfügung. Die Embryonen haben sich bereits gestreckt. Die äußeren Kiemen sind als drei durch Furchen getrennte flache Wülste sichtbar. Die Neuroblastschicht des sekundären Augenbechers hat sich verdickt. Die Linse ist mit dem Ektoderm noch in Verbindung oder eben abgeschnürt und dann noch hohl. Das Gehörbläschen ist vollständig vom Ektoderm getrennt. Die Chorda besitzt noch eine einfache Hülle. Das Sklerotom, medial am Myotom, ist bereits erkennbar, aber es sind noch keine Zellen aus ihm zur Bildung des perichordalen Gewebes ausgewandert.

Die Hauptserie stammt von einem Embryo von 7,5 mm Totallänge mit 19 Urwirbeln. Hierher gehören die Figg. 4—9. Fig. 4 ist eine sagittale Profilkonstruktion, die die Hypochorda in der ganzen Länge zeigt.

Am hinteren Rande der Gehörbläschen erhebt sich die dorsale Darmwand in der Mittellinie zu einer auch im Querschnitt (Fig. 5 *Ri*) sichtbaren Rinne, die in die Masse des Entoderms von unten, sie verdünnend, einschneidet. Die Rinne, in Fig. 4 angedeutet, erstreckt sich etwa 20 Schnitte weit nach hinten, um dann zu verschwinden. Gegenüber der Rinne beginnt median unter der Chorda, einige

Schnitte hinter dem Hinterrande der Gehörbläschen, eine niedrige Leiste, die nach mehreren Schnitten von der Cuticula ringsum begrenzt wird, also sich bald abschnürt (Fig. 5 *Hch*). Die Hypochorda liegt dann bis zum vorderen Rande der Leberbucht noch dem Entoderm dicht an, zwischen diesem und der Chorda (Fig. 4). In der Höhe der Kiemenfurchen legen sich die paarigen Aorten der dorsalen Darmwand an und kommen allmählich in den Winkel zwischen Hypochorda und Darmdach zu liegen (Fig. 6). Von der Höhe des dritten Urwirbels ab sind die beiden Aorten zu einer unpaaren vereinigt, die in der Mittellinie dem dorsalen Darmdache aufliegt. Die Aorta bleibt so, wie Figg. 4 und 7 zeigen, in ihrem Verlaufe bis zur hintersten Rumpfregion, mit Ausnahme einer Stelle, und hat in ihrem Bereiche die Hypochorda aus dem Zusammenhange mit dem Entoderm verdrängt. Caudalwärts von den Enden der unpaaren Aorta liegt die Hypochorda dem dorsalen Darmdache wieder auf (vgl. Figg. 4 und 8). Der Vorgang der Aortenvereinigung ist folgender: Bald nachdem die Hypochorda sich vom Darme abzuschnüren angefangen hat, legen sich die paarigen Aorten dem dorsalen Darmdache auf und rücken immer mehr nach der Mittellinie aufeinander zu; dabei müssen sie zwischen Hypochorda und Darm sich einschieben. Die Aortenvereinigung beginnt in der vorderen Rumpfpartie und schreitet caudal- und cranialwärts fort, dabei stets die Hypochorda bei ihrem Vordringen vom Darme abdrängend. Die Abdrängung der Hypochorda erfolgt in der Rumpf- und Schwanzregion durch die unpaare Aorta, in, wie man annimmt, rein mechanischer Weise. Cranial vor dem vordersten Ende der unpaaren Aorta wird die Hypochorda, wie bei älteren Serien konstatiert werden kann, durch Mesenchym vom Darme getrennt.

Die in der Regel gleichmäßig von vorn nach hinten fortschreitende Vereinigung der Aorten kann eine Störung erfahren: Die Vereinigung kann an einer oder mehreren Stellen ausbleiben. Dies kann zwei Ursachen haben. Einmal war die Hypochorda an dieser Stelle noch nicht abgeschnürt, d. h. die Substanz der Hypochorda stand noch in Zusammenhang mit dem Entoderm. Die Aorta vereinigt sich vor und hinter dieser Stelle; die so bleibende Verbindung zwischen Hypochorda und Darm ist eine Hypochordalbrücke im Sinne Stöhrs. Es kann aber auch eine andre Art von Brückenbildung eintreten. Wenn sich die Hypochorda schon mit einer Cuticula rings umgeben hatte, so kann bei der allmählich einsetzenden stärkeren dorsalen Erhebung des Embryokörpers die sich zugleich

erhebende Hypochorda einen Zug auf das Entoderm ausüben und einen Hügel desselben mit in die Höhe nehmen. Es entsteht eine Brückenform, die sich von der vorigen dadurch unterscheidet, daß das Entoderm nicht in die Hypochorda übergeht, sondern durch die Cuticula der letzteren von ihr geschieden ist. Immerhin ist das Resultat eine Verdopplung der Aorta an dieser Stelle: Vgl. dazu Fig. 17 *a* und *b* des Embryos von 7 mm.

In Fig. 4 *Hch.br* ist die Aorta auf einer kurzen Strecke — 15 μ — wieder paarig geworden. Das dorsale Entoderm erreicht an dieser Stelle in Form eines niedrigen Kegels die Hypochorda.

Nach dem Aufhören der unpaaren Aorta, ungefähr in der Höhe des beginnenden Enddarmes, bleibt die Hypochorda noch gut abgegrenzt bis auf den Schwanzdarm, wo sie leistenförmig mit diesem in Verbindung tritt (Fig. 8).

Die Hypochorda hat nach hinten nur sehr wenig an Volumen abgenommen. Volumschwankungen traten nicht auf. Auf einem Querschnitt durch die mittlere Rumpfregion (Fig. 7) hat die Hypochorda eine platt ovale Gestalt; ihre dorsale Fläche ist konkav und schmiegt sich der Chorda dicht an; die ventrale ist konvex und buchtet die dorsale Aortenwand ein. Die Aorta liegt der dorsalen Darmwand auf, so daß sie in eine Einbuchtung derselben zu liegen kommt. Die Grenzen der Hypochordazellen gegeneinander sind nicht erkennbar, weil sie ganz mit Dotterkugeln gefüllt sind, so daß man der Form und dem Aussehen nach von einem hypochordalen Dotterstabe sprechen könnte. Die Kerne, deren 1—3 auf dem Querschnitte sichtbar werden, sind oval und meist transversal gestellt. Die Kernstellung in diesem Stadium deutet darauf hin, daß das Wachstum der Hypochorda noch nicht abgeschlossen ist. Mitosen wurden wiederholt in derselben gesehen.

Ein andrer Embryo, 7 mm lang, hat einige Besonderheiten, die erwähnt werden müssen. In der Höhe des ersten Urwirbels ist, cranial von der übrigen Hypochorda, ein isoliertes Hypochordastück von 180 μ Länge zu sehen. Nach einer freien Strecke beginnt, 90 μ hinter dem isolierten Hypochordastück, die Rumpfhypochorda, die anfangs noch in leistenförmigem Zusammenhang mit der Darmwand steht.

Die Aorta ist in dieser Serie mehrmals paarig geblieben und ermöglicht so die Bildung von hypochordalen Brücken. Die Brücken liegen — drei an der Zahl — in der Höhe vom Ende des dritten bis Mitte des vierten Urwirbels auf einer kurzen Strecke zusammen.

Sie sind so beschaffen, daß sie kegelförmig an der dorsalen Darmwand beginnen, bei ihrem Verlaufe zwischen den Aorten dünner werden, um sich an die Hypochorda mit einer länglichen Platte anzulegen, die von der Hypochorda stets durch eine Cuticula abgegrenzt bleibt (Fig. 17 *a* und *b*). Aus der Form der Platte erklärt es sich auch, daß man auf Schnitten kurz vor oder hinter der dünnen Verbindungsbrücke eine anscheinend doppelte Hypochorda sieht (Fig. 17 *b*).

Stöhr hat doppelte Hypochorda angegeben und seinen Befund zur Stütze seiner Theorie der Entstehungsweise der Hypochorda benutzt. Ich will hier noch bemerken, daß es bei der Beschaffenheit der Brücken wohl denkbar wäre, daß die dünne Verbindungsstrecke zwischen den Aorten schnell schwände und es so zum Selbständigwerden von Brückenresten käme. Es liegt dann der Hypochorda eine längliche Platte ventral an. Wegen der Entstehung der Brücken vergleiche weiter oben.

Daß die drei Brücken sich in Länge von noch nicht einem Urwirbel finden, spricht nicht für eine segmentale Anordnung.

Die Verhältnisse am hinteren Körperende sind ähnlich denen des ersten Embryo. Auf die Beziehungen des Schwanzdarmes zur Hypochorda will ich mit ein paar Worten eingehen.

Vom Enddarme geht in ziemlich horizontaler Richtung (vgl. Fig. 4) ein Lumen auf nur kurze Strecke in den Schwanzdarm, der bald solid wird und schließlich in die gemeinsame Zellmasse des Schwanzes übergeht.

Querschnittsbilder durch den Schwanzdarm lassen erkennen, daß die Hypochorda in derselben Weise entsteht, wie früher für die Rumpfhypochorda angegeben, nämlich durch Absonderung und gleichzeitige Wucherung der median unter der Chorda gelegenen Zellen (vgl. Fig. 10) zu einer Leiste, die sich abschnürt und, wie wir später sehen werden, durch die weiter caudalwärts vordringende unpaare Aorta abgedrängt wird. Dieser beschriebene Modus gilt nur für die sich aus dem gut abgrenzbaren Schwanzdarm bildende Hypochorda.

Die Rumpfhypochorda erstreckt sich am Schlusse der Periode II vom hinteren Rande der Gehörbläschen bis zum Ende des Rumpfes, wo sie ohne Unterbrechung in die Schwanzhypochorda übergeht. Die Rumpfhypochorda steht vorn noch mit dem Entoderm in Verbindung. Sie ist im größten Teile des Rumpfes durch die unpaar gewordene Aorta vom Darme abgedrängt.

Die Vereinigung der Aorten kann sich stellenweise verzögern,

so daß es zur Bildung von hypochordalen Verbindungsbrücken kommen kann. Eine Schwanzhypochorda beginnt sich zu entwickeln als Leiste des Schwanzdarmes. Das in einer Serie bemerkte isolierte Hypochordastück ist als ein selbständig gewordenes Stück der eigentlichen Rumpfhypochorda aufzufassen.

Stadium III.

Im folgenden Abschnitte sollen die Verhältnisse der Hypochorda zur Zeit ihrer vollen Ausbildung geschildert werden.

Die in diese Gruppe gehörenden Embryonen hatten Totallängen von 8,5 — 9,5 — 10,0 und 10,5 mm (Figg. 11—16, 18, 19).

Der Embryo ist gestreckt und der Schwanz mit einem Saume versehen. Die vorderen Extremitäten werden eben als kurze Höcker sichtbar. Die äußeren Kiemen bilden drei etwa 1 mm lange Sprossen, die sich bei dem größten der Embryonen eben anfangen zu teilen. Das Linsenbläschen ist vom Ektoderm völlig abgeschnürt, aber ist noch hohl. Die Linsenfasern sind eben in Entwicklung begriffen. Die verdickte Neuroblastschicht des sekundären Augenbechers beginnt sich weiter zu differenzieren.

Das Cölom ist vorn bis zur Leberanlage vorhanden. Um die Chorda ordnet sich in den vorderen Partien perichordales Gewebe zur sekundären Chordahülle an.

Der Kopfdarm, der ventral in einer Ausdehnung von etwa 100 μ mit dem Ektoderm in Berührung tritt, legt sich bald nach seinem Beginne mit der dorsalen Fläche an die Chorda unmittelbar an. In der Höhe der Mitte der Gehörbläschen besitzt der Darm eine nur etwa 75 μ lange mediane dorsale Rinne.

In der Höhe des hinteren Drittels der Gehörbläschen, noch vor deren hinterem Rande gelegen, kommt eine 90 μ lange isolierte Hypochorda zum Vorschein (Fig. 18), die weder nach vorn noch nach hinten einen Zusammenhang mit dem Entoderm aufweist. Dieser wegen seiner Lage als Kopfhypochorda anzusprechende Teil ist von deutlicher Cuticula ringsum begrenzt.

Von dem hinteren Rande der Gehörbläschen an ist auf den nächsten Schnitten an der dorsalen Darmwand keine Veränderung zu bemerken (Fig. 18). Erst am hinteren Rande des ersten Urwirbels beginnt die Rumpfhypochorda; diese liegt mit ihrem cranial spitz zulaufenden Vorderende der Chorda dorsalis dicht an. Zwischen dem Vorderende der Hypochorda und der Darmwand liegen Meso-

dermzellen. Die Hypochorda nimmt sehr schnell an Volumen zu und hat sechs Schnitte hinter dem Vorderende bereits das Dreifache des Anfänglichen erlangt. In der Höhe des zweiten Urwirbels legt sie sich wieder dem Darme an, der an dieser Stelle eine etwa 90 μ lange mediane Verdickung aufweist; diese wird bedingt durch eine mitten in der Wandung gelegene kernlose, auf dem Querschnitte rundliche Dottermasse, um die die Entodermzellen konzentrisch geordnet sind. Bald nach Aufhören dieser Verdickung bekommt die Hypochorda wieder ihr gewöhnliches Aussehen.

In der Höhe des dritten Urwirbels beginnt die unpaare Aorta, die als solche ununterbrochen sich bis in die Mitte des Schwanzes verfolgen läßt. In den vorderen Rumpfpartien ist sie durch wenig Mesenchym, das sich an der Magenanlage zu einem kurzen Mesenterium erhebt, vom Darme getrennt. In den mittleren und hinteren Rumpfpartien liegt sie dem Darmdache wieder direkt auf und in einer Vertiefung desselben. Der Schwanzdarm steht ebenfalls in Berührung mit der Aorta (Figg. 11, 12 und 19), aber nur auf eine sehr kurze Strecke; nach Aufhören des soliden Schwanzdarmes geht sie noch weiter bis zur Mitte des Schwanzes.

Die Hypochorda bleibt von vorn bis hinten stets vom Darme getrennt durch die dazwischen gelagerte Aorta. Sie liegt im Bereiche des Rumpfes und des Schwanzes zwischen Aorta und Chorda in Gestalt eines von einer Cuticula allseitig begrenzten, platt bohnenförmigen Körpers, dessen Volumen nach hinten gleichmäßig abnimmt. Nach Aufhören des soliden Schwanzdarmes bleibt sie zwischen Aorta und Chorda noch weiter sichtbar (vgl. Fig. 19 und Figg. 13, 14 und 15); sie überragt also caudalwärts das hinterste Ende des Schwanzdarmes um eine große Strecke.

Nach Aufhören der unpaaren Aorta geht die Hypochorda in der Schwanzspitze in eine mit großen länglich ovalen Kernen und einzelnen Dotterkugeln durchsetzte indifferente Zellmasse über, aus der sie sich beim Wachstum des Schwanzes differenziert (Fig. 16).

Bei einer andern Serie findet sich im Bereiche des Kopfes in der Höhe der Gehörbläschen eine mediane dorsale Rinne des Kopfdarmes. Am hinteren Rande der Gehörbläschen wird cranial von der übrigen Rumpfhypochorda ein kurzer isolierter Hypochordateil sichtbar. Die Rumpfhypochorda dieser Serie zeigt dieselben Verhältnisse wie die vorige.

In einer dritten Serie findet sich ebenfalls an Stelle einer deutlich ausgeprägten Kopfhypochorda eine mediane dorsale Rinne des

Kopfdarmes in der Höhe der Gehörbläschen. — Sofort nach Aufhören des Gehörbläschens beginnt die Rumpfhypochorda, die noch auf den drei ersten Schnitten mit dem Entoderm in Verbindung steht. Sie legt sich sofort nach der Abschnürung vom Darme der Chorda an, und bleibt getrennt vom Darme durch Mesenchym, in das sich am Ende des ersten Urwirbels die unpaare Aorta einschiebt, die caudalwärts ohne Unterbrechung unter der Hypochorda bis in den Schwanz zu verfolgen ist.

Die Abgrenzung der Hypochorda ist in diesem Stadium sehr deutlich, auch gegen die Aortenwand, besonders da, wo Kerne der Aortenwandzellen der Cuticula der Hypochorda aufliegen. Die Zellen der Hypochorda zeigen die Kerne teilweise besonders in den mittleren und hinteren Partien längs-, weiter vorn noch quergestellt. Mitosen wurden, mit Ausnahme einer einzigen in der Kopfhypochorda, nicht mehr gesehen.

In den vorderen Rumpfpartien, wo die sekundäre Chordahülle eben beginnt sich zu entwickeln, treten aus dem Sklerotom zusammen mit den perichordalen Zellen einzelne seitlich bis an die Aorta und Hypochorda heran. Die Aorta ist hier bereits eine kurze Strecke weit von Bindegewebe umgeben.

Im dritten Stadium sehen wir also die Hypochorda auf der Höhe ihrer Entwicklung. Sie reicht von den Gehörbläschen bis fast zur Schwanzspitze. Man kann einen Kopf-, Rumpf- und Schwanzabschnitt unterscheiden. Die Kopfhypochorda ist nur rudimentär, manchmal nur angedeutet. Die Rumpfhypochorda hat keinerlei Verbindung mehr mit dem Darme, von dem sie durch die Aorta getrennt ist; nur der cranialste Teil der Rumpfhypochorda, der die unpaare Aorta — d. h. die Vereinigungsstelle der ersten Arterienpaare — um eine kleine Strecke überragt, wird durch Mesenchym vom Darme getrennt. Ausnahmsweise kann eine Verbindung des Vorderendes der Rumpfhypochorda länger bestehen bleiben und es finden sich zuweilen rudimentäre Stücke vor dem eigentlichen Anfange der Rumpfhypochorda.

Die Schwanzhypochorda entsteht, wie in Stadium II zu sehen war, soweit der Schwanzdarm geht, als Leiste desselben, die nach Abschnürung vom Darm durch die in den Schwanz eindringende Aorta von dem solid gewordenen Schwanzdarm abgedrängt wird. Der Schwanzdarm reduziert sich immer mehr von hinten nach vorn; er gibt seine ursprüngliche Verbindung mit der gemeinsamen Zellmasse des Schwanzes auf (Fig. 19). Die Schwanzhypochorda, die

mit ihrem Ende in das indifferente Zellenmaterial der Spitze eintaucht, differenziert sich aus diesem weiter (Fig. 16).

Die Vereinigung der Aorta ist ermöglicht worden durch die passive Erhebung der median gelegenen Hypochorda. Nachdem diese selbständig geworden war und mit dem Darme, ihrem Mutterboden, keine Verbindung mehr besaß, konnten die Aorten sich unter Weiterwachsen des Körpers und Erheben der Embryonalanlage zu einer unpaaren Aorta vereinigen. Die Erhebung des Embryo vom Dotter wird — meiner Meinung nach — teilweise dazu beitragen, die Hypochorda, die sich eng an die Chorda anschmiegt, zusammen mit dieser dorsalwärts zu verschieben. Damit wurde unter dem gleichzeitigen Andrängen der Aorten in der Medianlinie Platz geschafft für die unpaare Aorta, deren Ausbildung ja eine wesentliche Errungenschaft des Chordatenorganismus bedeutet.

Stadium III bedeutet für die Hypochorda den Zustand der Reife, dem alsobald die Rückbildung sich anschließt.

Stadium IV.

Sobald das in Stadium III in die Erscheinung getretene perichordale Bindegewebe beginnt, eine stärkere Ausbildung zu zeigen, ist der Anfang für den Untergang der Hypochorda gegeben.

Die Rückbildungserscheinungen wurden untersucht an Embryonen von 13,5 mm bis 18,5 mm Länge. Die Larven sind gestreckt, die vorderen Extremitätenstummel sind länger geworden, die hinteren ragen eben hervor. Die äußeren Kiemen sind geteilt. Am Auge hat sich eine Iris entwickelt. Die Linse ist solid; ihre Fasern deutlich vorhanden. Die Gehörbläschen haben sich differenziert, indem eine Zweiteilung eingetreten ist, zugleich ist Sinnesepithel vorhanden. Die Magenanlage und die Gastroduodenalschlinge sind in ihren Formen gut ausgeprägt.

Die Serie, welche die geringsten Grade der Rückbildung zeigt, stammt von einem 14 mm langen Embryo. In der Höhe der mittlern Gehörregion ist auf drei Schnitten ein länglicher, auf dem Querschnitt rund-ovaler Dotterhaufen zu sehen. In ihm sind keine Kerne vorhanden; die Zellen sind teilweise vacuolisiert, die Dotterkugeln sind klein geworden. Mesenchym umgibt den Dotterhaufen an beiden Seiten und ventral.

60 μ hinter dem Hinterende der Gehörbläschen liegt ein zweites längliches Hypochordastück, dessen Kerne noch in Resten erkennbar

sind. Die Zellen sind zum Teil vacuolisiert: in der Höhe des zweiten Urwirbels wird ein drittes Hypochordastück bemerkbar, das ebenso wie die beiden ersten, der Chorda anliegend, ventral und seitlich von Mesodermzellen umschlossen ist. Die Cuticula setzt sich sehr deutlich gegen das umgebende Gewebe ab. In der Höhe der Bifurcatio tracheae beginnt ein 3,7 mm langes Hypochordastück, das bis zur Mitte des Rumpfes reicht. Es liegt zwischen Aorta und Chorda, doch so, daß Mesodermzellen die drei Gebilde voneinander abgrenzen. Das Volumen ist vorn am größten, es nimmt stetig nach hinten ab Die Dotterkugeln sind sehr klein und teilweise, besonders aber in den hinteren Teilen, verloren gegangen; die Zellelemente sind ebenfalls, besonders in den hinteren Partien, vacuolisiert. So kann es kommen, daß man nur noch die Cuticula als einen leeren Schlauch trifft, der oft komprimiert und dann sehr schwer sichtbar ist.

Kerne sind nicht in jedem Schnitte sichtbar. Ihre Längsrichtung ist parallel der Längsachse des Körpers. Sie sind teilweise zerklüftet, zerbröckelt und einzelne ihrer Chromatinbrocken färben sich intensiv. Diesem großen Stücke, das die Zerfallserscheinungen in den hintersten Teilen am deutlichsten zeigt, folgen noch vier voneinander getrennte Stücke zwischen 45—200 μ lang mit den eben gemeldeten Zerfallserscheinungen. Im Schwanze ist eine Hypochorda nicht mehr erkennbar.

Diesem Befunde schließt sich der an, welchen ein Sagittalschnitt durch die mittlere Rumpfregion eines 13 mm langen Embryo zeigt. Die zwischen Chorda und Aorta liegende Hypochorda zeigt Zerfallserscheinungen an den Kernen.

Auf einer weiteren Serie (15,5 mm) ist ebenfalls noch ein großes Stück der vorderen Rumpfhypochorda sichtbar. Hier ist die Hypochorda aber schon mehr mit Mesoderm umgeben, das besonders den vorderen Abschnitt des Stückes ringsum einschließt und ihn von Chorda und Darmwand trennt. Dieser Teil erstreckt sich nach hinten bis zur Höhe der Pankreasanlage, wo er unterbrochen ist, um in der mittleren Rumpfregion auf kurze Strecke wiederzukehren. Im Schwanze findet man auch hier keine Reste von Hypochorda. In der Kopfregion sind in dieser Serie ebenfalls keine Hypochordaelemente erkennbar; dagegen findet man hier eine Andeutung einer Verbindung zwischen Pharynx und perichordalem Gewebe in der Höhe des Gehörorgans. Das Epithel blieb aber stets gegen die nach Art eines Ligaments an den Pharynx gehenden perichordalen Zellen abgegrenzt. Das Epithel war hier zu einer niedrigen Erhebung

verdickt, an die die Mesenchymzellen sich anschlossen. Bei jüngeren Embryonen und einem älteren (18,5 mm) war nichts von der von PRENANT beschriebenen connexion pharyngeo-péricordale zu sehen.

In der letzten hierher gehörigen Serie, 18,5 mm, waren Kopf- und Schwanzregion frei von Hypochordaresten. In der Rumpfregion fanden sich besonders vorn 27 kleinere und größere Stücke, deren Länge von 15—225 μ betrug. Die vorderen Stücke waren ringsum von Mesenchym umschlossen und dadurch komprimiert. Gegen das Mesenchym waren die Reste scharf begrenzt. Die caudalen Stücke lagen noch zwischen Aorta und Darm, nur seitlich von Mesenchymzellen erreicht; zeigten aber alle Erscheinungen des Zerfalls — Volumverminderung, Kernzerfall, Vacuolisierung.

Wir finden also bei der Rückbildung folgende wichtige Erscheinungen. Die Hypochorda hört am Ende von Stadium III auf zu wachsen. Mit dem Weiterwachsen des Körpers ist sie gezwungen, sich auch zu verlängern; dies geschieht durch eine Umlagerung der zelligen Elemente aus einer queren in die Längsrichtung. Dann beginnen die Zellen kleiner zu werden, die Kerne zerfallen, das Dottermaterial wird resorbiert; gleichzeitig werden die Zellen vacuolisiert. Die Rückbildung beginnt an der Schwanzhypochorda und schreitet von da schnell auf die Rumpfhypochorda über. Die Kopfhypochorda schwindet nach der Schwanzhypochorda, aber noch vor der Rumpfhypochorda, die sich am längsten in der vorderen Rumpfregion erhält. Die Rückbildung der hinteren Abschnitte erfolgt durch einfaches zugrunde gehen der Elemente; die vorderen werden noch durch umwachsendes Mesenchym komprimiert und so zum Untergange gebracht.

Ich finde nach dem hier Beschriebenen eine andre Art der Rückbildung, als sie von BERGFELDT, STÖHR u. a. angegeben worden ist. Mit welchen Umständen dies bezüglich des Materials zusammenhängt, weiß ich nicht.

Für eine Beteiligung der Hypochorda am Aufbau andrer Organe sprach in den Beobachtungen nichts. Vielmehr deutet die Art des Untergangs der Hypochordazellen, die dauernde Existenz einer die Hypochorda umschließenden Cuticula, das Aufhören der Mitosen zu Ende des Stadiums III darauf hin, daß die aus dem Darmdach abgeschnürte Hypochorda von *Salamandra* in keinen dauernden Bestandteil des Organismus eingeht. Auswanderung von Hypochordazellen durch die Cuticula habe ich nie beobachtet; darin weicht meine Beobachtung von der STÖHRS ab. Auch war nie eine Pig-

mentierung der Hypochordazellen vorhanden, selbst dann nicht, als sich bereits im axialen Mesenchym Pigmentzellen befanden.

Ergebnisse.

I. Die Hypochorda entsteht bei *Salamandra maculosa* ebenso wie bei allen andern niederen Wirbeltieren aus dem Entoderm.

Man kann eine Kopf-, Rumpf- und Schwanzhypochorda unterscheiden.

Die Rumpfhypochorda entsteht zuerst; im Anschluß an sie die Schwanzhypochorda. Beide bilden auf der Höhe ihrer Ausbildung einen zusammenhängenden, von dem hinteren Rande der Gehörbläschen bis zur Schwanzspitze sich erstreckenden, soliden Zellstrang, der seine Verbindung mit dem Entoderm völlig aufgegeben hat. Die Kopfhypochorda entsteht zeitlich nach der Rumpfhypochorda in der Höhe der Gehörbläschen und ist im Verhältnis zur übrigen Hypochorda nur rudimentär entwickelt.

II. Die Hypochorda verfällt der völligen Rückbildung. Diese beginnt am caudalsten und cranialsten Ende und geht von hinten nach vorn schneller vor sich, so daß zuerst die Schwanzhypochorda zugrunde geht. Reste der Hypochorda werden zuletzt noch in der vorderen Rumpfpartie gefunden, d. h. in der Gegend der ersten Anlage der Hypochorda. Die Kopfhypochorda geht noch vor der Rumpfhypochorda zugrunde.

III. Für ein Bestehenbleiben der Hypochorda oder eine Beteiligung derselben am Aufbau eines Organs spricht nichts. Sie geht bei *Salamandra maculosa* völlig zugrunde.

IV. Über die morphologische und phylogenetische Bedeutung der Hypochorda läßt aus den vorliegenden Untersuchungen sich zurzeit noch nichts Bestimmtes aussagen.

Literatur.

1) Fr. M. Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Bd. II. 1881. — A monograph on the development of Elasmobranch Fishes. London 1878.

2) Alfred Bergfeldt, Chordascheiden und Hypochorda bei Alytes obstetricans. Anatom. Hefte. Bd. II. Heft 21. 1896.

3) Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. VI. Abth. 1. 1902.

4) E. Ehlers, Die Borstenwürmer (Annelida chaetopoda). Leipzig 1864—68.

5) H. Eisig, Die Segmentalorgane der Capitelliden. Mittheilungen aus der Zool. Station zu Neapel. I. 1879.

6) W. Felix, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Salmoniden. Anatom. Hefte. 1. Abt. Arbeiten aus anatom. Instituten. Bd. VIII. 1897.

7) Field, Bemerkungen über die Entwicklung der Wirbelsäule bei den Amphibien etc. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXIII. 1895.

8) Franz, Über die Entwicklung von Hypochorda und Ligamentum longitudinale ventrale bei Teleostiern. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXV. 1897.

9) C. Gegenbaur, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 1898. Bd. I. S. 190.

10) Goette, Kurze Mittheilungen aus der Entwicklungsgeschichte der Unke. Archiv für mikr. Anatomie. B. IX. 1873. — Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875.

11) Hasse, Entwicklung der Wirbelsäule von Triton taeniatus. Zeitschrift für wiss. Zoologie. 1892.

12) Henneguy, Recherches sur le développement des poissons osseux. Journal de l'anatomie et de la physiologie. Paris 1888. T. XXIV.

13) His, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Leipzig 1868.

14) C. K. Hoffmann, Zur Entwicklungsgeschichte des Herzens und der Blutgefäße bei den Selachiern. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XIX. 1893.

15) Keibel, Zur Entwicklungsgeschichte der Chorda bei Säugern, Meerschweinchen und Kaninchen. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abt. 1889.

16) Klaatsch, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. I. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XIX. 1893. — Zur Frage nach der morphologischen Bedeutung der Hypochorda. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXV. 1897.

17) Kollmann, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. 1898. S. 109.

18) v. Kupffer, Die Entwicklung von Petromyzon Planeri. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXV. 1890. — Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft zu Basel. 1895.

19) Leydig, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. 1852.

20) P. de Meuron, Recherches sur le développement du thymus et de la glande thyroide. Recueil zool. suisse. T. III. 1886.
21) M. A. Nicolas, Sur la crête et la gouttière hypocordales des embryons d'oiseaux. Comptes Rendus de l'Association des Anatomistes. Ière session. Paris 1899. Bibliographie anatomique. Supplément.
22) Oellacher, Beiträge zur Entwicklung der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforellenei. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XXIII. 1873.
23) Perényi, Beiträge zur Entwicklung der Rückensaite und der perichordalen Gebilde bei Torpedo marmorata. Math.-naturw. Berichte. Ung. Bd. V.
24) J. Platt, Quart. Journ. Micr. Sc. 1896. (Zit. nach Prenant.)
25) Prenant, Un organe nouveau de l'embryon de reptile comparable à l'hypocorde des Ichthyopsidés. Bibliographie anatomique. V. 1897. Heft 6. S. 271. — Sur un organe des embryons de Reptiles comparable à l'hypocorde des Ichthyopsidés. Journal de l'anatomie et de la physiologie. 1898. XXXIV Année. No. 4.
26) Rabl, Theorie des Mesoderms. Morpholog. Jahrbuch. 1889.
27) Saint-Remy, Recherches sur l'extrémité antérieure de la corde dorsale chez les Amniotes. Arch. de biologie. T. XIV. 1895.
28) Salensky, Zur Embryologie der Ganoiden (Acipenser). Zoolog. Anzeiger. Bd. I. Nr. 11—13. — Entwicklung des Sterlet (Acipenser ruthenus). Verhandlungen der naturf. Gesellschaft der kaiserl. Universität von Kasan. 1878, 1879. I. Theil. Auszug in Hoffmann und Schwalbes Jahresbericht für 1878. — Recherches sur le développement du sterlet (Acipenser ruthenus). Arch. de biologie. T. II. 1881.
29) G. Schwalbe, Jahresberichte der Anatomie und Physiologie. Bd. I—V.
30) Semper, Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und der Wirbellosen. Arbeiten aus dem Zoolog.-zoot. Institut zu Würzburg. 1875.
31) J. Sobotta, Über die Entwicklung des Blutes, des Herzens und der großen Gefäßstämme der Salmoniden nebst Mitteilungen über die Bildung der Herzform. Anatom. Hefte. Abtlg. 1. Arbeiten aus anatom. Instituten. Heft 63 (Bd. XIX. Heft 3). 1902.
32) J. W. Stengel, Beitrag zur Kenntnis der Kiemen des Amphioxus. Zoolog. Jahrbücher. Bd. IV.
33) Ph. Stöhr, Über die Entwicklung der Hypochorda und des dorsalen Pankreas bei Rana temporaria. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXIII. 1895.
34) J. Bland Sutton, The nature of Ligaments (Part IV). The Journal of Anatomie and Physiology normal and pathological. Vol. XX. 1886.
35) R. Wiedersheim, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 1902.
36) Wilson, The embryology of the Sea Brass (Serranus atrarius). Extracted from the Bulletin of the United States fish-commission. Vol. I, for 1889. Washington 1891.
37) H. E. Ziegler, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere. Jena 1902.
38) Zumstein, Über das Mesoderm der Vogelkeimscheibe. Bern 1887.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel V und VI.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen:

A Aorta,
Ch Chorda,
Cu Cuticula,
D Darm,
Ek Ektoderm,
Ed Enddarm,
En Entoderm,
G Gehörbläschen,
H Hirn,
Hch Hypochorda,
Hch.br Hypochordabrücke,
He Herz,
Kd Kopfdarm,
L Leberbucht,
Me Mesoderm,
R Rückenmark,
Ri Rinne,
Sd Schwanzdarm,
Sk Sklerotom,
U Urwirbel.

Fig. 1. Embryo von 4,5 mm Länge. Auf dem Querschnitte durch die vordere Rumpfregion ist die hypochordale Leiste und ihr gegenüber die hypochordale Rinne der dorsalen Darmwand erkennbar. Die Leiste, die dorsal und seitlich durch eine Cuticula begrenzt wird, steht ventral noch in ausgedehntem Zusammenhange mit dem Entoderm. Anfangsstadium der Hypochorda. Die dorsale Darmwand verläuft hier in einem nach der Chorda zu konvexen Bogen.

Fig. 2. Embryo von 4,5 mm Länge. Schnitt aus der hinteren Rumpfregion. Die Hypochordaanlage wie in Fig. 1. Die dorsale Darmwand verläuft gerade, ohne Rinne, unter der Chorda.

Fig. 3. Embryo von 6 mm Länge, medianer Sagittalschnitt durch die vordere Körperregion, zeigt den cranialen Teil der Rumpfhypochorda in unmittelbarem Zusammenhange mit dem dorsalen Entoderm des Vorderdarmes, aber nur auf einer kurzen Strecke. Gleich hinter dieser Stelle liegt die Hypochorda in der Medianebene zwischen Chorda und ventralem Darmdache, von beiden durch eine besondere Cuticula getrennt. Sie bleibt auf dem Schnitte so bis zur Höhe der Leberbucht sichtbar; weiter caudal ist sie wegen der starken Krümmung des Embryo nicht mehr in die Schnittrichtung gefallen.

Fig. 4. Embryo von 7,5 mm Länge. Sagittale mediane Profilansicht eines Embryo der Gruppe II (Hauptserie). Die Rekonstruktion wurde auf Millimeterpapier nach genauer Berechnung aller Maße in 33facher Vergrößerung ausgeführt und ist hier verkleinert wiedergegeben. Dargestellt sind in ihren Konturen alle in der sagittalen Medianebene liegenden Organe — Gehirn, Rückenmark, Chorda, Hypochorda, Aorta, Darm, Herz, Leberanlage und Dotter. Am Darme ist die Teilung in Vorder-, Mittel- und Enddarm mit Schwanzdarm erkennbar. Die Hypochorda liegt als dünner Strang der Chorda dicht an und ist fast in

der ganzen Länge des Rumpfes durch die unpaare Aorta vom dorsalen Darmdache getrennt — ausgenommen an einer Stelle, wo die Aorta auf eine ganz kurze Strecke paarig geblieben ist. Die unpaare Aorta ist noch nicht in den Schwanz eingedrungen. Gegen Chorda und Aorta ist die Hypochorda durch eine Cuticula abgegrenzt. Das craniale und caudale Ende der Hypochorda stehen in Zusammenhang mit der dorsalen Darmwand. Das caudalste Ende der Hypochorda geht zusammen mit dem Schwanzdarme in die von diesem und Medulla, Chorda und Urwirbeln gebildete gemeinsame Zellenmasse des Schwanzes über. Eine hypochordale Rinne ist auch hier als seichtes Divertikel der dorsalen Wand des Vorderdarmes in der Höhe der hintersten Partie der Gehörbläschen angedeutet. Der Schwanzdarm besitzt auf eine kurze Strecke ein Lumen.

Fig. 5, 6, 7, 8 und 9 sind Querschnittsbilder desselben Embryo, von dem die Rekonstruktionsfigur 4 stammt.

Fig. 5. Schnitt durch den ersten Urwirbel, zeigt wenige Schnitte caudalwärts vom hinteren Rande der Gehörbläschen den cranialen Teil der Rumpfhypochorda, ringsum von einer Cuticula begrenzt. Die dorsale Darmwand ist in der Medianlinie gerade gegenüber der Hypochorda durch eine hypochordale Rinne verdünnt.

Fig. 6. In der Höhe der Kiemenanlagen schieben sich in den Winkel zwischen Hypochorda und dorsale Darmwand die paarigen Aorten ein.

Fig. 7. In der mittleren Rumpfregion liegt die unpaare Aorta in der Mediane zwischen Hypochorda und dorsaler Darmwand. Die dorsale Aortawand wird durch die Hypochorda ventralwärts vorgebuchtet, ist aber von ihr durch eine deutliche Grenzmembran getrennt.

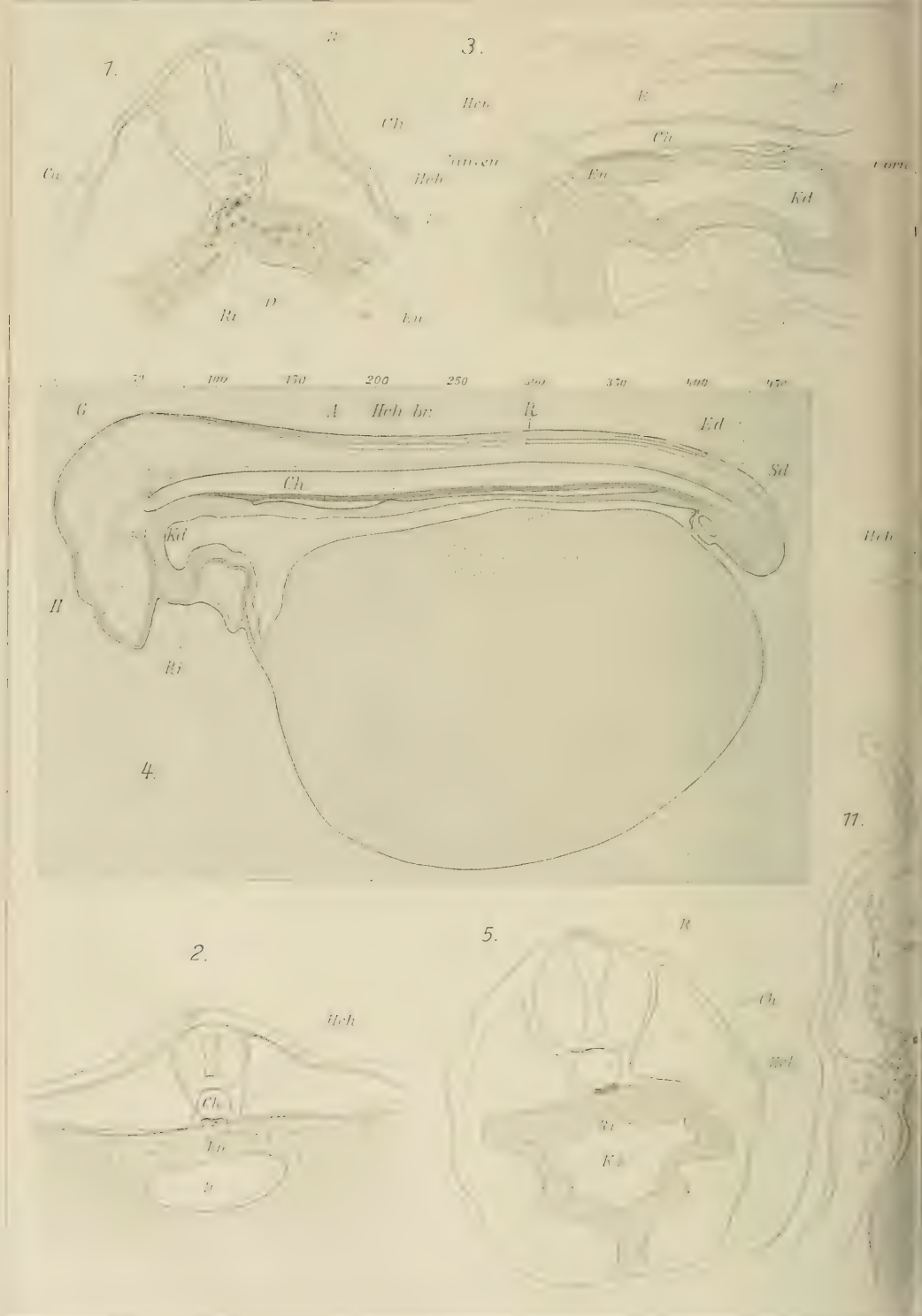
Fig. 8. Schnitt durch Enddarm und Schwanzdarm; dieser ist hier in seinem Anfangsteile mit einem Lumen versehen. Die Hypochorda liegt zwischen Chorda und Schwanzdarm und tritt mit letzterem in Verbindung. Die unpaare Aorta ist noch nicht bis in den Schwanz vorgedrungen (vgl. Fig. 4).

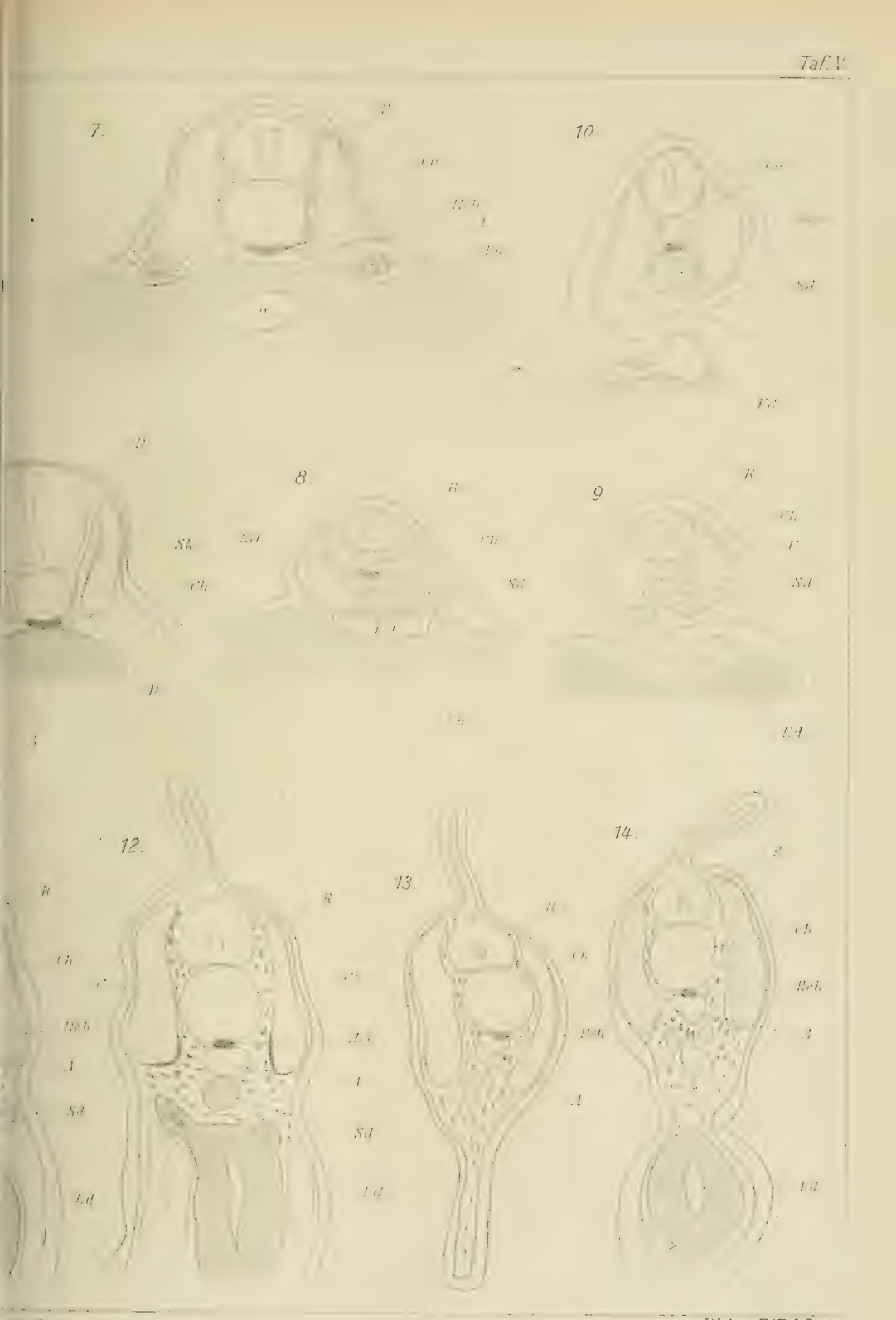
Fig. 9. Schnitt durch den Schwanz. Der Schwanzdarm stellt eine solide Dottermasse dar, deren dorsale mediane Partie sich der ventralen Fläche der Chorda direkt anlegt. Die Hypochorda ist auf diesem und den folgenden Schnitten noch nicht vorhanden. Das Ende der hypochordalen Leiste war auf den vorhergehenden Schnitten zu sehen.

Fig. 10. Embryo von 7 mm Länge. Hypochorda als dorsale Leiste des Schwanzdarmes, welcher hier solid ist.

Fig. 11. Embryo von 10 mm Länge. Schnitt aus der hintersten Rumpfpartie. Der Enddarm hat hier ein schlitzförmiges, dorsoventral in die Länge gezogenes Lumen. Der dorsale Teil beginnt sich eben zur Bildung des Schwanzdarmes seitlich abzusetzen. Die Hypochorda liegt zwischen Chorda und Aorta.

Fig. 12 von demselben Embryo wie Fig. 11; weiter caudal. Die Hypochorda ist vom Schwanzdarme durch die unpaare Schwanzaorta getrennt. Der Schwanzdarm ist drei Schnitte nach seiner Loslösung vom Enddarme als solide, rundliche Dotterzellmasse sichtbar; seine ventrale Fläche ist durch Mesenchym vom Enddarme getrennt.

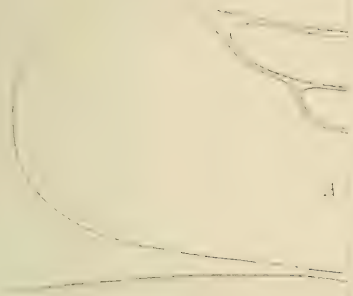

1.
3.
Ch
Kd
Ri
100
150
200
250
G
A
Hch br.
R
Ed
Sd
Ch
Kd
H
Ri
4.
11.
2.
Hch
Ch
5.
R
Ch



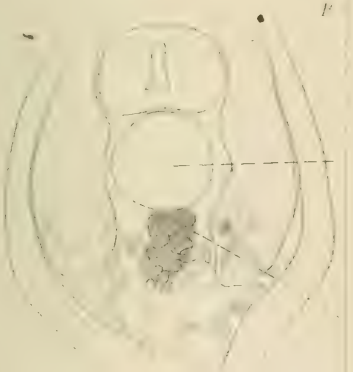
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

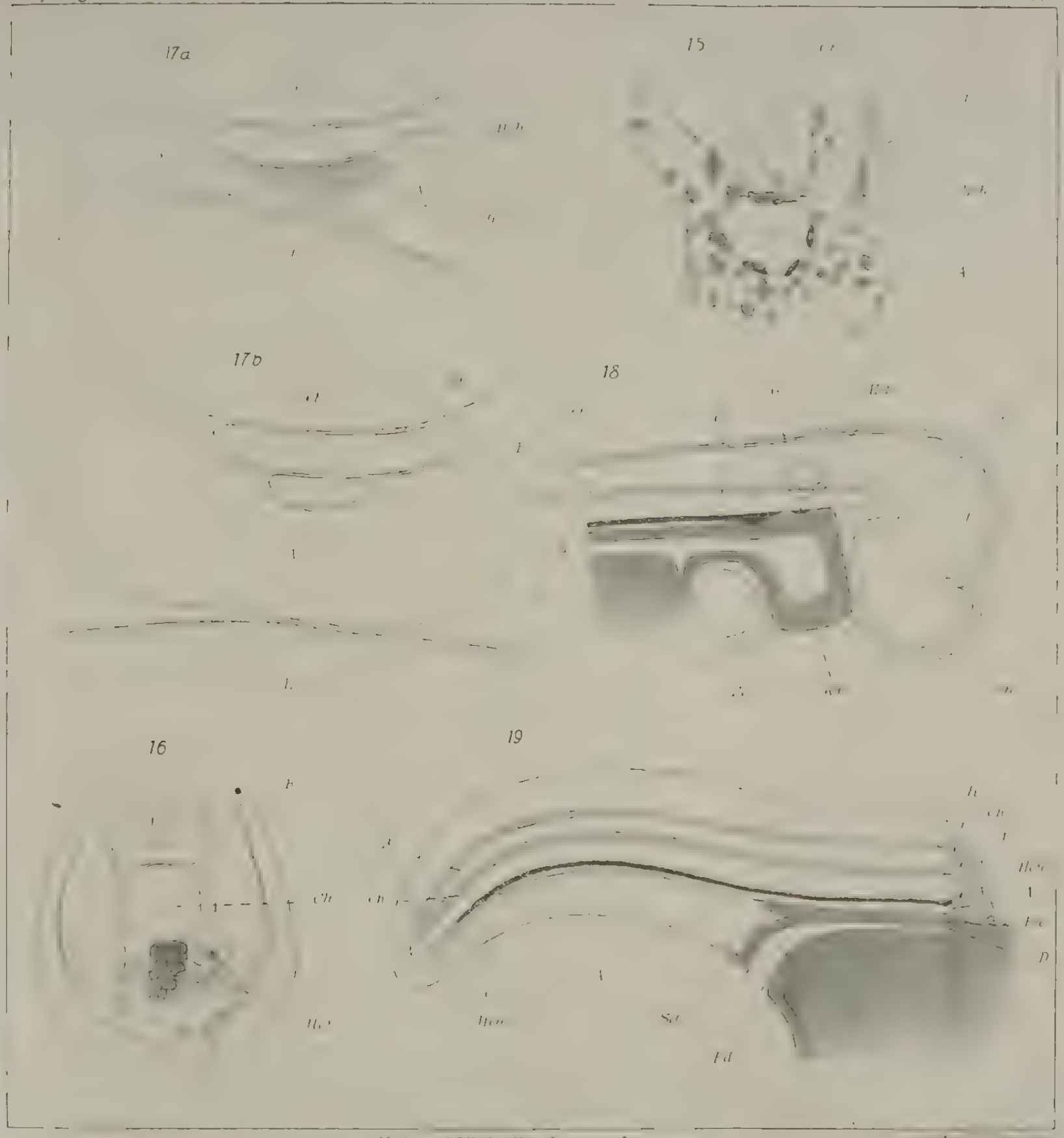
17a.

17b.



16.





Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

Fig. 13 von demselben Embryo wie Fig. 11 und 12. Die Hypochorda ist caudalwärts vom Ende des Schwanzdarmes noch sichtbar als ein dünner, auf dem Querschnitte platt bohnenförmiger Strang zwischen Chorda und Schwanzaorta, die sich bei diesem Embryo bis in das hintere Drittel des Schwanzes als unpaares Gefäß erstreckt.

Fig. 14. Embryo von 10,5 mm Länge. Hypochorda 13 Schnitte hinter dem caudalen Ende des Schwanzdarmes.

Fig. 15 zeigt die Verhältnisse der Hypochorda in Fig. 14 bei stärkerer Vergrößerung.

Fig. 16. Embryo von 10,5 mm Länge, zeigt die Bildung des caudalsten Endes der Hypochorda aus medianen großen Zellen der Schwanzzellenmasse.

Fig. 17. Embryo von 17 mm. Zur Illustrierung der sogenannten Hypochordabrücken.

a. Das dorsale Entoderm sendet einen Fortsatz zwischen den hier paarigen Aorten zur ventralen Fläche der Hypochorda. Der entodermale Fortsatz, der zwischen den Aorten ziemlich schmal war, legt sich der ventralen Fläche der Hypochorda an, bleibt aber von ihr durch eine deutliche Cuticula getrennt. Der der Hypochorda anliegende Teil der sogenannten Brücke verbreitert sich etwas und erstreckt sich auch noch etwas in die Länge, wie der folgende Schnitt beweist.

b. 15 μ hinter Schnitt *a* ist von dem Fortsatze noch die der Hypochorda anliegende Partie in Gestalt einer Hypo-Hypochorda (*Hch.br*) sichtbar; dieselbe ist von der wieder unpaaren Aorta und der Hypochorda durch eine deutliche Cuticula getrennt.

Fig. 18. Mediane Sagittalansicht des vorderen Körperendes eines Embryo von 10 mm Länge. Schematisierte Rekonstruktionsfigur nach Transversalschnitten. In der Höhe der Gehörbläschen liegt der ventralen Fläche der Chorda eine völlig vom Darmdache und dem cranialen Ende der Rumpfhypochorda getrennte Kopfhypochorda an. Fünf Schnitte hinter dem caudalen Ende dieser Kopfhypochorda beginnt die Rumpfhypochorda. Ihr vorderstes Ende ist spitz zulaufend, liegt der Chorda eng an und ist durch Mesenchym vom dorsalen Darmdache getrennt. Nach einer ganz kurzen Strecke, auf der die Hypochorda der Darmwand anliegt, bleiben diese beiden dann durch die unpaare Aorta getrennt.

Fig. 19 stellt im Sagittalschnitte die Verhältnisse am Hinterende des Embryo von 10 mm Länge dar; die Figur ist etwas schematisiert. Die Hypochorda liegt bis zum hinteren Drittel des Schwanzes als solider Zellstrang zwischen Chorda und Aorta. Nach Aufhören der Schwanzaorta bleibt die Hypochorda noch eine Strecke weit deutlich abgegrenzt sichtbar, um in der Schwanzspitze in die gemeinsame indifferente Zellenmasse überzugehen. Der Schwanzdarm ist nur in einer Länge von 270 μ sichtbar und besitzt kein Lumen mehr.

Das Skelett der Hinterextremität von Dipus aegyptius (Hempr. et Ehrbg.).

Von

Alfred Schumann.

(*Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.*)

Mit Tafel VII und VIII.

Einleitung.

In der vielgestaltigen Ordnung der Nagetiere zeigt die Familie der Springmäuse sicherlich den bizarrsten Körperbau. BREHM[1] schreibt nach HASSELQUIST, daß sie aussehen, als wären sie aus verschiedenen Tieren zusammengesetzt. »Man könnte sagen, das Tierchen habe den Kopf des Hasen, den Schnurrbart des Eichhörnchens, den Rüssel des Schweines, den Leib und die Vorderfüße der Maus, die Hinterfüße des Vogels und den Schwanz des Löwen.«

Am meisten fallen diese Tiere durch die Art der Fortbewegung auf; benutzen sie doch bei letzterer mit derselben Ausschließlichkeit die Hinterextremitäten, wie wir es außerdem nur noch von der Sprungbewegung des Känguruh, von der Lauf- und Hüpfbewegung der Vögel und vom Gange des Menschen kennen. Wie ihr Name andeutet, laufen die Springmäuse sehr selten, bewegen sich vielmehr auf den Hinterbeinen springend fort und verstecken hierbei die im Vergleich zu letzteren winzig entwickelten Vorderfüße im weißen Pelze der Bauchseite, so daß die Benennung *μῦες δίποδες*, *Mures bipedes*[2],

[1] BREHMS Tierleben. Leipzig und Wien. 1890. Bd. II. S. 477.

[2] Diese Bezeichnungen hat LICHTENSTEIN (»Über die Springmäuse oder die Arten der Gattung Dipus« in Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Aus dem Jahre 1825) in den Schriften von HERODOT,

bzw. Zweifuß (*Dipus*)[1], vollkommen gerechtfertigt ist. Es ist klar, daß diese Bewegungsweise sich in anatomischen Eigentümlichkeiten wiederspiegeln muß, daß mit andern Worten die Hinterextremitäten besonders kräftig und für den Sprung geeignet entwickelt sein müssen.

Da mich mein verehrter Lehrer, Herr Professor Chun, darauf hinwies, daß eine etwas speziellere Untersuchung der *Dipus*-Springbeine noch nicht durchgeführt worden ist, habe ich versucht, diese Lücke auszufüllen. Ehe ich aber zur Beschreibung der hierbei gewonnenen Resultate übergehe, erfülle ich gern die angenehme Pflicht, meinem verehrten Lehrer für seinen vielfachen und fördernden Rat und sein stetes Wohlwollen meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Meine Untersuchungen beschränkten sich bei der Kostbarkeit geeigneten Materials auf die Hinterbeine der Wüstenspringmaus, des *Dipus aegyptius* Hempr. et Ehrbg.

Glücklicherweise standen mir von diesen niedlichen Tierchen auch zwei nahezu reife Embryonen und ein neugeborenes Exemplar zur Verfügung, welche die zoologische Sammlung in Leipzig den erfolgreichen Zuchtversuchen ihres Kustos, Herrn Schmidtlein, verdankt. Erwachsene Tiere erhielt ich sowohl vom hiesigen zoologischen Institut, als auch durch die freundliche Vermittlung des Herrn Professor Cori in Triest direkt aus Ägypten. Da letztere (ein Pärchen) lebendig und in sehr munterer Verfassung hier eintrafen, hatte ich Gelegenheit, das drollige Gebahren dieser Wüstenkinder eingehend kennen zu lernen und mich ein halbes Jahr lang an ihrem munteren, nächtlichen Treiben und ihrem zutraulichen Wesen im Zimmer zu erfreuen.

Aristoteles und Aelian gefunden. Bildliche Darstellungen von Springmäusen kennt derselbe Autor von Tempelverzierungen und Münzen, und zwar hauptsächlich auf solchen von Cyrene. (Eine derartige Münze reproduziert Studniczka, Cyrene, eine altgriechische Göttin. Leipzig 1890. S. 19, und zwar ist auf derselben die Springmaus sitzend, mit hocherhobenem Schwanze dargestellt.) Lichtenstein erklärt diese Bilder nicht für treu genug, um aus ihnen Tatsachen für die Zoologie ableiten zu können. Er weist in seiner die Literatur höchst gewissenhaft und kritisch behandelnden Schrift weiter darauf hin, daß arabische Schriftsteller Interessantes über die Lebensweise der Springmäuse berichten und dieselbe als *Aljarbuo* bezeichnen, wovon der später von Shaw eingeführte Name *Jerboa* herzuleiten ist. Von Zoologen neuerer Zeit erwähnt (nach Lichtenstein) zuerst Aldrovandi unser Wüstentier und nennt es *Cuniculus indicus* seu *Lepus indicus* (Ulyss. Aldrovandi, de quadrupedibus digitatis viviparis. Bonon 1637. S. 395, 396).

[1] Dieser Name rührt nach Lichtenstein (l. c., S. 138) von Schreber her.

I. Skelett der Hinterextremität des erwachsenen Dipus aegyptius Hempr. et Ehrbg.

Eine einigermaßen eingehende Beschreibung des Hinterextremitätenskeletts einer Springmausgattung existiert nicht. Am eingehendsten ist *Alactaga saliens fossilis* = *Alactaga jaculus fossilis* von Nehring[1] untersucht worden. Da *Alactaga* und *Dipus* anatomisch in wesentlichen Teilen voneinander abweichen, so daß nach Leche[2] deren Verwandtschaft noch nicht einmal feststeht, und da ferner Nehring sein Hauptaugenmerk naturgemäß auf fossiles Material richtete, so soll auf seine Detailangaben, wie auf die mehr aphoristischen Notizen andrer Autoren erst an geeigneter Stelle hingewiesen, nicht schon jetzt spezieller eingegangen werden.

a. Der Oberschenkel.

Der Oberschenkel (Femur) ist bei den Springmäusen nicht, wie z. B. beim Menschen, der längste Röhrenknochen des Körpers, sondern wird in bezug auf die Größe von der Tibia und sogar dem Metatarsus übertroffen. Da die verschiedenen Exemplare von *Dipus*, welche mir zu Gesicht kamen, bezüglich der Größe außerordentlich voneinander abwichen, so ist natürlich auch die Länge des Femur sehr schwankend. Man kann für dieselbe bei einem kräftigen Tier von den Condylen ab bis zur Spitze des Trochanter major 36 mm rechnen.

Das Oberschenkelbein (Taf. VII Fig. 1 *fe*) ist ein bald mehr, bald minder deutlich nach vorn gebogener Knochen, dessen proximales, den Oberschenkelkopf (Caput et collum femoris) und zwei Trochanteren aufweisendes Ende wesentlich schwächer entwickelt ist, als das distale mit seinen beiden ziemlich voluminösen Condyli und Epicondyli. Längs der Innen- und Außenseite des Corpus femoris laufen als deutlich erkennbare Firsten das Labium laterale und mediale, durch welche der rundliche Querschnitt fast in seiner ganzen Länge eine beiderseitige Zuschärfung erleidet. Die beiden Labien vereinigen sich also nicht wie beim Menschen in der Mitte

---

[1] Nehring, Über *Alactaga saliens fossilis* Nehring (= *Alactaga jaculus fossilis* Nhrg.). Neues Jahrbuch für Mineralogie usw. Stuttgart 1898. Bd. II. S. 16—24. — Beiträge zur Kenntnis der Diluvialfauna. Zeitschrift für die gesamten Naturwissenschaften. Halle 1876. Bd. XLVII. S. 47—61.

[2] Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig 1874/1900. Bd. VI. 5. Abteilung. Mammalia. S. 615.

des Corpus femoris, sondern verlaufen getrennt und verlieren sich erst an den warzenförmig vor den Condylen liegenden Epicondylen. Am proximalen Ende des Oberschenkels sitzt, fast senkrecht zu seiner Längsachse, das Collum femoris, welches mit dem nahezu kugelförmigen Caput femoris endigt. Letzteres ist bis auf die Ansatzstelle für das Ligamentum teres mit hyalinem Knorpel, der in der Mitte am dicksten ist, überkleidet. Ihm gegenüber erhebt sich, annähernd in der Verlängerung des Corpus femoris, als kräftiger Knochenvorsprung nach oben und vorn der Trochanter major und ragt noch etwas über das Caput femoris hinaus. Von dem oberen Ende des Trochanter major verläuft hinter dem Collum femoris hinweg eine scharfe Crista nach dem Trochanter minor und bildet die äußere Begrenzung der tiefen Fossa trochanterica, in welcher die starken, die Gelenkkapsel umhüllenden Bänder und Sehnen inserieren. Der Trochanter minor ist ein medianwärts gebogener, sich auf der Rückseite des Femur erhebender, kräftiger Knochenvorsprung. Ein Trochanter tertius, auf dessen Unbeständigkeit bei den Nagern Bronn[1] hinweist, ist bei *Dipus* nicht vorhanden. Am distalen Ende des Femur befinden sich die kräftigen, aus spongiöser Knochenmasse bestehenden Condyli, von denen der medial gelegene weit stärker entwickelt ist als der laterale. Die Gelenkköpfe gegen den Unterschenkel sind steil zur Längsachse nach hinten gerichtet. Die Fossa intercondyloidea trennt unten als tiefe Furche die beiden Condyli, setzt sich dann auf der Vorderseite des Femurendes als Facies patellaris, schmäler und flacher werdend, fort, und wendet sich gleichzeitig nach außen. Dicht vor den Condylen machen sich an der Rückseite des Femur zwei warzenförmige Erhebungen bemerklich, von denen im Gegensatz zu den Condylen der lateral gelegene der kräftigere ist. Nach Analogie mit der menschlichen Anatomie darf man in diesen Gebilden den Epicondylus lateralis und medialis sehen.

Die Kniescheibe (Patella) ist ein kleiner, einer Apfelsinenscheibe ähnlich gestalteter Knochen. Sie liegt auf der Facies patellaris und gleitet bei Beuge- und Streckbewegungen auf derselben hin, so daß sie bei starker Beugung vor die Fossa intercondyloidea zu liegen kommt.

---

[1] Bronn, l. c. S. 592. Bd. VI. 5. Abteilung. Mammalia.

b. Der Unterschenkel.

Das Unterschenkelbein besteht aus der Tibia und der mit ihr verschmolzenen, sich nur nach dem proximalen Ende hin grätenartig von ihr ablösenden Fibula (Taf. VII Fig. 1). In bezug auf die Länge übertrifft die Tibia bei *Dipus* alle andern Knochen des Hinterbeins. Sie mißt bei einem kräftigen Tier 53 mm.

Das Schienbein (Tibia) (Taf. VII Fig. 1 *tib*) ist nach Nehring[1] »bei den Springmäusen der längste und stärkste Knochen des Skeletts. Auf ihm beruht vorzugsweise die gewaltige Sprungkraft dieser Tiere. Der obere Teil wird von starken Muskeln umgeben, am unteren bemerkt man hauptsächlich Sehnen, die Ausläufer jener Muskeln«. Von ihrem proximalen Ende aus biegt sich die Tibia schwach nach vorn, weicht in der Mitte ihrer Länge zurück, strebt aber nach dem distalen Ende hin wiederum nach vorn, so daß also ihre Innenseite schwach S-förmig gebogen erscheint. Der Körper des Schienbeins ist in seinem oberen Teile dreiseitig prismatisch gestaltet, verjüngt sich nach unten allmählich und wird gleichzeitig rundlich. Die eine Fläche des prismatischen proximalen Teils bildet die Rückseite der Tibia und ist flach ausgehöhlt. Von den beiden andern Prismenflächen ist die lateral verlaufende gleichfalls, und zwar ziemlich stark ausgehöhlt, die medial verlaufende aber konvex gebogen. Letztere greift vorn im oberen Fünftel der Gesamtlänge der Tibia über die mit ihr zusammenstoßende Fläche hinweg, wodurch hier die Crista anterior eine sehr starke Entwicklung in lateraler Richtung erfährt. Auch die Rück- und Außenfläche dieses Tibiateils stoßen in einem scharf ausgeprägten, nach dem Wadenbein gerichteten Knochenfirst (Crista interossea) zusammen. Von dem Verschmelzungspunkte der Fibula an sieht man auf der Tibia nur wenige Millimeter weit einen Knochenfirst nach unten verlaufen, alsdann erscheint das Schienbein fast vollkommen rund, so daß man in seinem unteren Teile äußerlich keine Spur der zu vermutenden Entstehung aus zwei Knochen entdecken kann. Der Verlauf, den die auf dem distalen Teil der Tibia dahinziehenden Sehnen nehmen, macht sich durch sehr schwach hervortretende Längsleisten bemerklich. Die kräftigste derselben verläuft auf der Mitte der Rückfläche der Tibia und nimmt die Sehne des Musculus flexor digitorum longus auf. Vorn ist das untere, durch die kräftige Entwicklung der

[1] Nehring, Neues Jahrbuch für Mineralogie usw. Stuttgart 1898. Bd. II. S. 19.

Malleoli verdickte Ende der Tibia ziemlich stark ausgehöhlt. Nach dem Malleolus lateralis, einem seitlich und vorn an der Tibia sitzenden Knorren, zieht ein schwacher Knochengrat; ein andrer strebt dem Malleolus medialis zu. Auf diesem letzteren erhebt sich etwa 4—5 mm vor der Endfläche der Tibia ein Knochenvorsprung (Taf. VII Fig. 3 *h*), der sich nach außen zu rechtwinklig umbiegt und so einen Haken bildet, welcher nach dem, dem Malleolus lateralis angehörigen, oben erwähnten Knochengrate gerichtet ist. Von diesem Knochenhaken verläuft schräg abwärts, nach dem Malleolus lateralis zu, ein starkes Band und heftet sich oberhalb desselben an die Außenfläche der Tibia. Es ist das Ligamentum transversum cruris, unter dem die Sehnen des Musculus extensor digitorum longus dahinziehen. Eine gleich gute Führung, wie sie die letztgenannten Sehnen durch den obenerwähnten hakenartigen Knochenvorsprung bei den Springmäusen erhalten, ist mir bei keinem andern Säugetier bekannt geworden. In der Literatur finde ich den Knochenhaken bloß von Nehring[1] bei *Alactaga* erwähnt und abgebildet, einer auffallend stärkeren Entwicklung desselben aber begegnet man in der Klasse der Vögel. Ich selbst sah beim Pinguin die Sehnen des Extensor digitorum oberhalb des Unterendes vom Tibiotarsale unter einer Knochenbrücke hinwegziehen, die man bei *Dipus* erhalten würde, wenn der Haken in lateraler Richtung durch Verknöcherung des Ligamentum transversum cruris wüchse. Auch bei andern Vögeln ist die Knochenbrücke vorhanden, wenigstens sagt Selenka im Bronn[2]: »Nach außen liegt öfters eine knöcherne Schleife oder Tubulus, durch welchen die Sehne des Musculus extensor digitorum communis läuft«, und Baur[3] bestätigt die Beobachtungen von Morse, daß die knöcherne Brücke, welche sich später über die Grube am distalen Ende der Tibia legt, nichts mit dem Tarsus zu tun hat. Jedenfalls darf man in dem Knochenhaken bei *Dipus* eine Einrichtung sehen, durch welche die Ähnlichkeit des Beines der Springmaus mit dem der Vögel um einen weiteren Zug vermehrt wird.

Es erübrigt noch die Beschreibung der oberen und der unteren

---

[1] Nehring, Neues Jahrbuch für Mineralogie usw. Stuttgart 1898. Bd. II. S. 20.

[2] Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig 1881. Bd. VI. 4. Abteilung. Aves. S. 82.

[3] Baur, Der Tarsus der Vögel und Dinosaurier. Morpholog. Jahrbuch. Leipzig 1883. Bd. VIII. pag. 427.

Gelenkfläche der Tibia. Die gegen das Femur gerichtete Fläche ist beträchtlich größer, als der Querschnitt des Schienbeinteils dicht unter ihr, indem der Rand ihrer Rück- und Außenseite simsartig vorspringt. Die Gelenkflächen für die Condyli des Oberschenkels sind flach konkav und dehnen sich hauptsächlich in sagittaler Richtung aus, so daß die Tibia zu ausgiebiger Schwingung von vorn nach hinten befähigt erscheint. Eine außerordentlich kräftige Entwicklung weist, wie bereits erwähnt, die Tuberositas tibiae auf. Dieselbe wulstet sich so weit empor, daß ihre obere Fläche mit den Gelenkflächen in gleiche Höhe zu liegen kommt, ja die letzteren mit ihrem Vorderteil um etwa 1 mm überragt. An dem Knochenrand, welcher, die proximale Tibiafläche vergrößernd, um deren laterale und hintere Seite herumzieht, befindet sich da, wo diese beiden Seiten zusammenstoßen, eine kleine ausgehöhlte Fläche, welche das Widerlager für die Fibula darstellt.

Der Umriß der unteren Fläche der Tibia hat annähernd die Form eines Quadrates, an welches nach außen und vorn sich hakenartig die Endfläche des Malleolus lateralis setzt. Für die in sagittaler Richtung mit einer tiefen Rille versehene Trochlea astragali sind an der unteren Endfläche der Tibia zwei tiefe Aushöhlungen vorhanden, so daß auch das Gelenk zwischen Unterschenkel und Fuß ausschließlich und sehr ausgiebig für Bewegungen in sagittaler Richtung ausgebildet ist. Die beiden Malleoli sind nur schwach entwickelt, indem sie seitlich nicht über die Endfläche der Tibia ragen.

Das Wadenbein (Fibula) (Taf. VII Fig. 1 *fib*) ist, wie bereits erwähnt, zu einer schwachen Knochengräte reduziert, welche in der kleinen Aushöhlung am hinteren und äußeren Rande des proximalen Tibiaendes ruht und von hier bei manchen Exemplaren gerade, bei andern aber auch nicht unbeträchtlich nach außen gebogen, bis zum Ende des zweiten Fünftels der Tibia sich erstreckt und hier mit letzterer vollständig verschmilzt. Wie die menschliche, so weist auch die Fibula von *Dipus* mehrere Abflachungen auf, welche sich etwas um deren Längsachse winden und als Insertionsstellen für die Muskeln dienen. Zwischen diesen Abflachungen erheben sich leichte Cristen, von denen die nach der Tibia zu gerichtete Crista interossea am stärksten entwickelt ist. Dicht unter dem Capitulum, also höchstens 1 mm unter ihrer proximalen Endfläche, verbreitert sich die Fibula in annähernd sagittaler Richtung zu einem nach außen und vorn gerichteten kleinen Knochenhaken, der als Ansatzpunkt für den Musculus peronaeus longus dient.

c. Das Fußskelett.

Das Fußskelett bei *Dipus* gliedert sich in die Fußwurzelknochen (Tarsalia), den einheitlichen Mittelfußknochen (Metatarsus) und die Zehen (Phalangen). Eine leidlich gute Abbildung des Fußskeletts von *Dipus aegyptius* gibt FLOWER[1].

Die Fußwurzelknochen und das Os metatarsale sind so innig miteinander verbunden, daß zwischen ihnen nur eine geringe Beweglichkeit möglich ist. Sie treten also zu einem Knochenstabe zusammen, der vom Ende des Fersenbeins bis zu dem distalen Ende des Metatarsale gemessen, nahezu dieselbe Länge erreicht wie die Tibia, und auf dem letztere am Ende des ersten Siebentels in der Trochlea astragali in ausgiebiger Weise beweglich aufsitzt. Eine gleich gute gelenkige Verbindung wie zwischen Unterschenkel und Tarsus ist dann wieder zwischen dem Metatarsus und den Phalangen vorhanden.

Der Tarsus (Taf. VII Fig. 6 und 7) besteht aus acht einzelnen Knochen, welche unter Zugrundelegung der von LECHE[2] gewählten Bezeichnungsweise folgende Namen tragen:

1) Calcaneus,
2) Astragalus (Talus der menschlichen Anatomie),
3) Os naviculare,
4) Os cuboideum,
5) Cuneiforme primum (Entocuneiforme),
6) Cuneiforme secundum (Mesocuneiforme),
7) Cuneiforme tertium (Ectocuneiforme),
8) Os tibiale.

Diese acht Fußwurzelknochen sind, mit Ausnahme des Astragalus und Calcaneus, sehr klein, so daß der gesamte Tarsus nur etwa ein Sechstel von der Länge der Tibia erreicht, während, wie oben erwähnt, Tarsus und Os metatarsus zusammen an Länge nahezu dem Unterschenkel gleichkommen.

Das Fersenbein (Calcaneus) (Taf. VII Fig. 6 und 7 *ca*) ist bei weitem der ansehnlichste der Fußwurzelknochen; es besitzt bei dem größten der mir zur Verfügung stehenden Skelette 10 mm Länge, aber nur 3 mm Höhe und 2 mm Breite. An seinem hinteren

[1] FLOWER, Einleitung in die Osteologie der Säugetiere. Nach der dritten, unter Mitwirkung von Dr. HANS GADOW durchgesehenen Originalausgabe. Leipzig 1888. S. 319.

[2] BRONN, l. c. Bd. VI. 5. Abteilung. Mammalia. S. 606—608.

Ende ist es knorrig verdickt und bietet der Achillessehne, in welcher sich dicht über ihm stets ein Sesambein[1] befand, eine günstige Insertionsfläche. Das Corpus calcanei ist nach oben und unten zugeschärft, hat also einen spindelförmigen Querschnitt und weist zwei zahnartige Fortsätze auf. Der erste derselben ragt in der Mitte der Außenfläche nach oben, der zweite senkrecht dazu etwas unter der Mitte nach innen. Beide Fortsätze sind nach innen bzw. oben mit konkaven Flächen versehen, auf denen der Astragalus sitzt, verhindern also in viel ausgiebigerer Weise, als dies beim Menschen der Fall ist, seitliche Bewegungen der Fußwurzelknochen. An dem lateral gerichteten Zahn, welcher dem Sustentaculum astragali der menschlichen Anatomie entspricht, befindet sich nach vorn und unten noch eine konkave Fläche, an welche sich das Os naviculare anlegt. Schließlich ist das untere abgestutzte Ende des Corpus calcanei ausgehöhlt und dient dem Os cuboideum als Widerlager.

Das Sprungbein (Astragalus, Talus der menschlichen Anatomie, Taf. VII Fig. 6 und 7 *a*) setzt sich aus dem kräftig entwickelten Sprungbeinkörper, dem Corpus astragali und dem diesem nach vorn angesetzten Kopf, dem Caput astragali, zusammen. In dem walzenartig gestalteten Körper verläuft schräg nach innen die tiefe Gelenkfurche für die Tibia, die Trochlea astragali. Mit seiner äußeren und hinteren Fläche legt sich der Astragalus innig an die zahnartigen Fortsätze des Calcaneus an. Das Caput astragali, welches nur die Hälfte der Breite des Corpus besitzt, greift mit seiner vorderen, stark konvexen Fläche in das Os naviculare ein. Zwischen diesem Kopf des Astragalus und dem unteren Ende des Calcaneus verbleibt ein Hohlraum, durch welchen die sehr kräftigen, beide Knochen zusammenhaltenden Ligamente laufen.

Das Kahnbein (Os naviculare, Taf. VII Fig. 6 und 7 *n*) ist ein kleiner, flacher Knochen von nierenförmiger Gestalt, der sich mit konkaver Fläche an das Caput astragali anlegt und unter

[1] Diese Verknöcherung der Achillessehne erwähnt Eimer (Vergleichend-anatomisch-physiologische Untersuchungen über das Skelett der Wirbeltiere. Leipzig 1901. S. 146) als neuen Knochen bei den Springmäusen und fügt bei: »Der ganze Apparat der Hintergliedmaßen ist zum Emporschnellen des Tieres eingerichtet und steht in doppeltem Winkel wie beim Frosch.« Eimers Schüler, Vogt (Über die Verknöcherung des Hohlhandbandes und andere Sesambeine der Säuger. Inaugural-Dissertation. Tübingen 1894), gibt S. 24 eine genaue Beschreibung dieser Sehnenverknöcherung und leitet ihre Entstehung von der starken Inanspruchnahme der Achillessehne beim Auffangen des Körpers nach jedem Sprunge her.

letzterem höckerartig bis zum seitlichen Zahn des Calcaneus emporgreift. Mit seiner distalen Fläche reicht es etwa bis in die Höhe des abgestutzten Endes vom Calcaneus. Die untere Endfläche des Os naviculare weist drei flache, grubenförmige Vertiefungen für die Ossa cuneiformia auf.

Das Würfelbein (Os cuboideum, Taf. VII Fig. 6 und 7 *cb*) liegt in der Fortsetzung des Körpers vom Calcaneus, besitzt etwa dieselbe Höhe wie letzterer und biegt sich um einen knorrenförmigen Fortsatz des Os metatarsale nach unten.

Die Keilbeine (Ossa cuneiformia) setzen sich proximal an das Os naviculare an und grenzen lateral nach außen an das Os cuboideum.

Das Os cuneiforme primum (Entocuneiforme, Taf. VII Fig. 6 und 7 c_I) ist eine messerklingenartige, auffallend lange, nämlich bei kräftigen Exemplaren mehr als 5 mm messende Knochenlamelle. Die auffallende Längserstreckung, durch welche dieses Cuneiforme die beiden anderen Ossa cuneiformia um das Drei- bzw. Vierfache übertrifft, bewirkt, daß dasselbe dem Tarsus nach innen und hinten mehr an- als eingelagert ist. Es stößt mit seinem proximalen Ende an das Os naviculare und ragt dann distal so weit über das Cuneiforme II und III hinaus, daß es sich mit drei Viertel seiner Länge an das Os metatarsale auflegt, ohne hierbei nach außen hin den hakenförmigen Fortsatz des Os cuboideum zu berühren. Von Flower wurde das Entocuneiforme als Metatarsus I aufgefaßt, ein Irrtum, den Leche in Bronn[1] berichtigt.

Das Cuneiforme secundum (Mesocuneiforme, Taf. VII Fig. 6 c_{II}) ist das kleinste der in den Tarsus eingefügten Knöchelchen und von etwa würfelförmiger Gestalt. Es ist an der Innenseite des Fußes gelegen und füllt die Lücke zwischen dem Os naviculare, dem Cuneiforme primum et tertium bis zum Os metatarsale aus.

Das Cuneiforme tertium (Ectocuneiforme, Taf. VII Fig. 6 und 7 c_{III}) ist ein ziemlich kräftiger Knochen, dessen Außenfläche auf dem Fußrücken durch das Os naviculare, das Os cuboideum, das Cuneiforme secundum und das Os metatarsale begrenzt wird. Mit einem taillenförmig eingeschnürten Zapfen erstreckt es sich durch den Tarsus hindurch, bis nahezu an die Rückfläche desselben, wird aber hier durch das Cuneiforme primum und den hakenförmigen Fortsatz des Os cuboideum bedeckt.

[1] Bronn, l. c., Mammalia. Bd. VI. 5. Abteilung. S. 615.

Das Tibiale (Taf. VII Fig. 6 *t*) ist als winziges Knöchelchen dem Kopfe des Astragalus dort aufgelagert, wo der seitliche Zahn des Calcaneus mit dem proximalen Rande des Naviculare einen stumpfen Winkel bildet.

Der Mittelfußknochen (Os metatarsale, Taf. VII Fig. 4 und 5 *met*) ist ein schlanker Röhrenknochen, der am proximalen sich an den Tarsus anlegenden Ende nur wenig verdickt ist, am distalen Ende hingegen sich ziemlich stark verbreitert und gabelartig in drei voneinander getrennte Gelenkköpfe ausläuft. Zwei seichte, aber doch stets deutlich erkennbare Rinnen ziehen oben auf der ganzen Länge des Metatarsus hin und endigen da, wo sich die drei Gelenkköpfe voneinander trennen. Auf der Mitte der Unterseite läßt sich von oben ab nur eine derartige Längsrinne erkennen, die sich jedoch im unteren Viertel des Metatarsus gleichfalls in zwei Äste teilt. Diese über den Metatarsus hinziehenden Rinnen sind übrigens nicht bei allen Individuen in gleicher Ausbildung vorhanden; es kommt vor, daß man selbst mit der Lupe nur schwache Andeutungen von ihnen entdeckt, während sie bei andern Tieren als scharf eingeschnittene Furchen sofort in das Auge fallen und auch auf der von Flower[1] gegebenen Abbildung sofort erkennbar sind. Gleiche Schwankungen kann man übrigens auch in bezug auf die allgemeine Gestalt des Metatarsus konstatieren. Während derselbe bei manchen Individuen eine bis auf seine beiden Enden überall gleichweite Röhre bildet, verjüngt er sich bei andern nach dem unteren Ende zu deutlich.

Die proximale Endfläche weist drei nebeneinander liegende, flach grubenartige Vertiefungen auf. Die kleinste, innen gelegene, artikuliert mit dem Cuneiforme secundum, die mittlere stößt an das Cuneiforme tertium, und die äußere und größte legt sich an das Cuboid an und ist infolgedessen, der Gestalt dieses Fußwurzelknochens entsprechend, hinten mit einer abfallenden Fläche für den hakenartigen Fortsatz des Os cuboideum versehen. Die untere Fläche des Metatarsus zeigt eine längliche Vertiefung, in welche sich das Cuneiforme primum legt. Namentlich der median gerichtete Rand dieser Vertiefung springt cristenartig hervor, so daß auch die Verbindung des Cuneiforme primum mit dem Metatarsus eine ziemlich innige ist. Da die von dem Cuneiforme secundum et tertium, sowie dem Cuboid gebildete Endfläche des Tarsus größer ist als die

[1] Flower, l. c. S. 319.

Proximalfläche des Metatarsus, so verdickt sich letzterer an diesem oberen Ende sowohl medialwärts, wie namentlich nach außen und hinten.

Von den drei Gelenkköpfchen am distalen Teil des Metatarsus (Taf. VII Fig. 8) ist der mediale, d. h. innere, am stärksten entwickelt, der laterale steht diesem wenig nach; dahingegen ist der mittlere erheblich schwächer als seine Nachbarn. Alle drei Gelenkköpfe besitzen distalwärts eine schön konvex gebogene Gelenkfläche, vor welcher auf der Oberseite, namentlich bei den beiden seitlichen, meist eine grubenartige Vertiefung erkennbar ist. Komplizierter als die distale, ist die nach unten gerichtete Fläche der Gelenkköpfe gebaut. Hier erhebt sich auf der Mitte jedes derselben zahnartig eine senkrecht nach unten gerichtete kleine Crista und außerdem an der Außenseite des ersten und dritten Gelenkfortsatzes noch je ein kleiner gleichfalls nach unten gerichteter Gelenkknorren. Es wird später gezeigt werden, daß diese zahnartigen Höcker wesentlich dazu beitragen, daß die Zehen nur in sagittaler Richtung beweglich sind.

Die Phalangen. Die Zahl der Zehen ist bei *Dipus* auf drei reduziert, welche also der zweiten, dritten und vierten andrer Säugetiere entsprechen. Jede dieser drei Zehen besteht aus drei Phalangen. Diese Zahl wurde bis jetzt von allen Beobachtern bis auf Lichtenstein[1] konstatiert, welcher merkwürdigerweise schreibt: »Die drei Zehen, die sich durch tiefe Gelenke mit dem einfacheren Mittelfußknochen verbinden, haben in der Regel nur zwei Phalangen und sind ungemein kurz.«

Bezüglich der Längsentwicklung steht die mittlere Zehe oben an; sie maß beispielsweise bei einem Exemplar 16 mm, die zweite Zehe hingegen 14 mm und die vierte 14,5 mm. Dieser Längenunterschied wird namentlich durch die erste Phalanx bewirkt. Dieselbe erreichte nämlich bei dem eben genannten Tiere 9,5 mm, dagegen ist sie bei den beiden Seitenzehen nur etwa 8 mm lang. Umgekehrt wie die Längen- verhält sich die Dickenentwicklung der Zehen. Die mittlere, längste Zehe ist auffallend schlank gebaut, während die beiden äußeren wesentlich kräftiger, knorriger erscheinen, und zwar ist die zweite noch etwas stärker als die vierte. Eigentümlich und charakteristisch ist die Stellung der einzelnen Phalangen in der Ruhelage. Die ersten Phalangen erstrecken sich dabei annähernd in derselben Richtung wie

[1] Lichtenstein, l. c. S. 144.

der Metatarsus, die zweite Phalangenreihe strebt im stumpfen Winkel zur ersten dem Boden zu, während die krallentragenden Endphalangen sich vom Boden weg nach oben erheben, so daß die Krallen geschont werden. Auch von oben gesehen, erscheinen die einzelnen Zehenglieder in charakteristischer und merkwürdiger Weise zueinander gestellt. Man sieht hier die schlanke Mittelzehe genau in der Richtung des Metatarsus nach vorn verlaufen; die ersten Phalangen der lateralen Zehen setzen fächerartig die seitlichen Gelenkenden des Metatarsus fort, die zweiten Phalangen dieser Seitenzehen aber streben dann nicht weiter von der Mittelzehe ab, sondern nähern sich derselben im Gegenteil, und noch mehr ist dies bei den Endphalangen der Fall, so daß, wenn man das Fußskelett von *Dipus* mit einer Speisegabel vergleicht, die seitlichen Zinken derselben nach der mittleren zu eingebogen erscheinen. In Flowers Figur[1] sind diese Verhältnisse annähernd richtig gezeichnet, eine Beschreibung derselben habe ich aber nirgends gefunden. Im Zusammenhang mit dieser auffallenden Anordnung der Phalangen steht die Gestalt der die Verlängerung der Zehenspitzen bildenden Krallen.

Die Kralle der Mittelzehe ist schlank pfriemartig und leicht gebogen, die gleichfalls schwach gebogenen Krallen der Seitenzehen sind wesentlich höher als breit, vorn schräg abgestutzt, besitzen also mehr meißelartige Gestalt, wobei ihre Außenflächen schräg nach unten und außen gerichtet sind. Da nun, wie beschrieben, die mittlere Zehe am längsten ist, und da ferner die Enden der Seitenzehen sich der Mittelzehe zuwenden, so legen sich die Krallen der letzteren seitlich an diejenige der Mittelzehe an und überragen dieselbe etwas. Werden die Zehen, wie es beim Springen geschieht, durch die Sehnen des Musculus flexor digitorum nach unten gezogen, so legen sich die Krallen zu einer dreiseitigen Pyramide zusammen, so daß das Tier in ganz ähnlicher Weise den Boden berührt, als wenn die drei Krallen zu einem Hufe verschmolzen wären. Offenbar wird durch diese Einrichtung, vermittels welcher jede Zehe durch die andern geschützt wird, das Tier bei seinen wilden Sprüngen viel eher vor Verrenkungen und Verletzungen bewahrt, als wenn die Zehen sich fächerartig auseinander spreizend, den Boden berührten.

Aus dieser allgemeinen Beschreibung der Zehen und ihrer Stellung ergibt sich der vollkommen symmetrische Bau derselben und zwar zerfällt die Mittelzehe durch einen Längsschnitt in spiegel-

[1] Flower. l. c. S. 319.

bildlich gleiche Hälften, während die zweite Zehe das um eine Kleinigkeit vergrößerte Spiegelbild von Zehe IV ist. Es läßt sich also keinerlei Unterschied in bezug auf die Funktion der einzelnen Zehen erkennen, dieselben wirken, wie bereits erwähnt, ganz so, wie die infolge weiter gegangener Reduktion bei den Pferden einzig übrig gebliebene Mittelzehe. Da jede der Zehen aus drei Phalangen besteht, können wir von einer am Metatarsus ansitzenden ersten oder proximalen, von einer zweiten oder medialen und von einer dritten oder distalen Phalangenreihe sprechen, welch letztere aus den krallentragenden Endphalangen besteht. In der ersten Phalangenreihe sind die Unterschiede zwischen der mittleren Phalanx und den beiden seitlichen Phalangen groß und fallen sofort in das Auge. Die zweite Phalangenreihe weist nur unbedeutende Abweichungen im Bau ihrer einzelnen Glieder auf, und ebenso sind die Krallenglieder nur wenig voneinander verschieden.

Schon Lichtenstein[1] konstatierte, daß die Zehen der Springmaus keine Seitenbewegung haben und sich nur gleichzeitig zu bewegen vermögen. Aus dieser ganz richtigen Beobachtung ergibt sich, daß die Verbindung der Phalangen mit dem Metatarsus eine wesentlich innigere sein muß, als bei andern Säugetieren und beim Menschen. Wenn hierdurch aber der Fuß von *Dipus* in bezug auf Vielseitigkeit der Bewegung dem nahestehender Tiere nicht gleichkommt, so bewirkt bei ihm andrerseits die innigere Verbindung und komplizierte Entwicklung der in Frage kommenden Skelettelemente, daß die Aufwärts- und Abwärtsbewegung der Zehen in wesentlich exakterer und ausgiebigerer Weise erfolgt als bei andern Säugetieren. Da diese Verhältnisse augenscheinlich in der Literatur bisher noch nicht berücksichtigt worden sind, so dürfte ihre speziellere Beschreibung nicht unberechtigt sein.

Mittelzehe (Taf. VII Fig. 4 u. 5 *III*). Das Corpus der ersten Phalanx der Mittelzehe ist ein Rohr mit elliptischem Querschnitt, welches sich distalwärts allmählich verjüngt. Seine ausgehöhlte Basis paßt auf den oberen konvexen Teil der Gelenkfläche des mittleren Metatarsalkopfes. Nach unten erscheint die Basis durch zwei rundliche Vorsprünge verdickt, zwischen denen eine tiefe Rinne nach dem konvexen Teil der Gelenkfläche verläuft. Das distale Ende dieser Phalanx gestaltet sich zu einer quergerichteten Rolle (Trochlea), über welche eine leichte Vertiefung läuft und die seitlich kleine

[1] Lichtenstein, l. c. S. 144.

Grübchen als Ansatzpunkte für die nach dem Kopfe der nächsten Phalanx ziehenden Gelenkbänder aufweist.

Die zweite Phalanx der mittleren Zehe wiederholt in wesentlich kleineren Verhältnissen im allgemeinen den Bau der ersten; sie weicht von letzterer nur insofern ab, als die beiden Gelenkknorren am unteren Teile der Basis fehlen, und die mit der Trochlea der ersten Phalanx artikulierende Fläche auf der Oberseite etwas nach dem Metatarsus hin verlängert ist und so über die Trochlea der ersten Phalanx hinweggreift. Durch dieses leichte Übergreifen der zweiten Phalanx über die erste wird naturgemäß der Zusammenhang beider erheblich inniger, als wenn beide, wie es sonst wohl allgemein bei den Säugetieren der Fall ist, ziemlich gerade abgestutzt wären.

Die Endphalanx ist, wie bereits erwähnt, ziemlich schwach entwickelt. Sie besteht in der Hauptsache aus einem dick pfriemenförmigen Knochen mit etwas höckeriger und rauher Außenfläche, über den sich die Kralle wie ein Schuh stülpt und der nach hinten mit der Trochlea der zweiten Phalanx artikuliert. Unten an diesem sich zuspitzenden Knochen ist eine nur reichlich die Hälfte seiner Länge erreichende Knochenlamelle angewachsen und zwar so, daß sie nach hinten zu mit der Gelenkfläche des Krallengliedes abschneidet, nach vorn zu unter dessen Wölbung einen Vorsprung bildet. Die Verwachsungsfläche des eigentlichen Krallengliedes mit dieser basalen Lamelle wird etwa auf der Mitte durch einen quer zur Längsrichtung der Zehen verlaufenden rundlich gestalteten Spalt unterbrochen.

Zehe 2 und 4 (Taf. VII Fig. 4, 5 u. 9 *II* u. *IV*). Das Corpus der ersten Phalanx der zweiten Zehe hat einen rundlichen Querschnitt und erscheint namentlich dadurch gedrungener, als das entsprechende der Zehe 3, weil die beiden an der Basis gelegenen und nach unten gerichteten condylusartigen Knochenansätze außerordentlich kräftig entwickelt sind und bis unter die S. 242 und 243 erwähnten, basalwärts gerichteten Gelenkflächen am entsprechenden Metatarsuskopfe nach hinten greifen. Diese beiden Knochenvorsprünge tragen wesentlich mehr zur Artikulation der Phalanx mit dem entsprechenden Metatarsuskopfe bei, als die verhältnismäßig kleine konkave Fläche am Hinterende des Phalanxkörpers. Ungleichmäßig sind die beiden condylusartigen Gelenkknorren insofern entwickelt, als der in bezug auf den ganzen Fuß nach außen gerichtete, einen mit dem Phalangenkörper gleichsinnig laufenden Höcker darstellt, während der

medial gelegene im stumpfen Winkel dazu nach unten weist. Die Gelenkverbindung zwischen dem entsprechenden Metatarsuskopfe und dieser Phalanx erfolgt nun in der Weise, daß die konkave Endfläche der letzteren auf der konvexen des ersteren von oben nach unten gleitet, daß die Rinne zwischen den beiden condylusartigen Knorren die an der Basis des Metatarsalkopfes befindliche Leiste (S. 243) aufnimmt, und daß der mediale Knorren mit kleiner Gelenkfläche an der Basis des Mittelfußkopfes dahingleitet. Der auswärts gelegene und nach unten gerichtete schiebt sich in die Gelenkrinne ein, welche an der Basis des Metatarsalkopfes durch den dieselbe seitlich überragenden kleinen Höcker gebildet wird.

Das distale Ende, die Trochlea der ersten Phalanx von der zweiten Zehe, die zweite Phalanx derselben, sowie deren Krallenglied unterscheiden sich bis auf den gedrungeneren Bau und die aus der oben beschriebenen Drehung namentlich des Krallengliedes nach der Mittelzehe hin sich ergebenden Verschiedenheiten nicht von den entsprechenden Teilen der Mittelzehe.

Die spezielle Beschreibung der Phalangen der vierten Zehe ist nicht notwendig, da dieselbe nur eine Kleinigkeit länger als die zweite Zehe, sonst aber in allen Einzelheiten der letzteren symmetrisch gleich ist.

Die Sesambeine an den Phalangen (Taf. VII Fig. 5 und 9 *o.s*). Die einzigen Notizen über Sesambeine an den Phalangen von *Dipus* finden sich bei Turner[1], doch geht derselbe weder auf deren spezielle Gestaltung noch auf ihren Einfluß auf die Bewegung der Zehen ein, sondern konstatiert nur, daß an jeder Zehe deren zwei vorhanden sind. Meine Untersuchungen bestätigen die Angabe von Turner hinsichtlich der Zahl, indem ich stets sechs Ossa sesamoidea auffand, und zwar liegt je eins an der Basis der ersten Phalanx jeder Zehe, und wiederum je eins an der Basis des Krallengliedes jeder Zehe. Während bei dem Menschen und den meisten Säugetieren diese Ossa sesamoidea in Bänder und Sehnen eingehüllt, lose den Knochen aufliegen, also für deren Verbindung bedeutungslos sind, treten dieselben bei *Dipus* mit den Phalangen innig verbunden auf, gewinnen dadurch für die Abwärtsbewegung der Zehen eine große Bedeutung und haben infolgedessen eine so komplizierte Ge-

[1] H. N. Turner, Notes on the dissection of the Paradoxurus Typus, and of Dipus aegyptius. Proceedings of the Zoological Society of London. London 1849. Part XVII. pag. 27.

stalt erhalten, daß sie als wesentliche Skelettelemente zu betrachten sind.

Jedes der Sesambeine an der Basis der ersten Phalangen (Taf. VII Fig. 5 und 9 *o.s.I*) ist aus zwei getrennten Knorpelkernen entstanden (S. 266). Von dieser Entstehung läßt sich bei völlig erwachsenen Tieren selbst mit der Lupe nichts erkennen, vielmehr erscheinen deren Ossa sesamoidea als einheitliche Knöchelchen, die knackend auseinanderspringen, wenn man energisch auf ein in der Längsrichtung der Zehen aufgesetztes Messer drückt. Ob sich mikroskopisch eine Symphyse nachweisen läßt, vermag ich nicht anzugeben, da es mir nicht gelang, Dünnschliffe von den zarten Gebilden anzufertigen.

Das basale Sesambein der mittleren Zehe (Taf. VII Fig. 5) unterscheidet sich in bezug auf Gestalt und Stellung von denen der zweiten und vierten Zehe, während diese wieder unter sich spiegelbildlich gleich sind. Jenes sitzt als 1 mm breiter und 2 mm hoher Knochenzapfen senkrecht so auf der Unterseite der ersten Phalanx der Mittelzehe, daß es noch etwas über die Basis derselben nach hinten reicht. Seine nach der Kralle zu gerichtete Fläche ist tief eingekerbt. Gleiches gilt von der gegenüberliegenden, nach dem Metatarsus zu gerichteten Fläche. Die erstgenannte Einkerbung dient als Leitrinne für die Sehne des entsprechenden Beugemuskels. Wird durch Kontraktion dieses Muskels die Zehe nach unten gezogen, so gleitet das mit ihr fest verbundene Sesambein mit seiner tarsalwärts gelegenen Einkerbung über die Crista an der Unterseite des mittleren Metatarsalkopfes, so daß die Einwärtsbewegung der Zehe genau in der Richtung des Metatarsus erfolgt.

Wie auf S. 246 hervorgehoben wurde, stehen nicht die gesamten Basalflächen der ersten Phalangen von Zehe 2 und 4 mit den seitlichen Gelenkköpfen des Metatarsus in Verbindung, sondern ragen infolge der plantarwärts gerichteten Verdickungen der betreffenden Zehenglieder über jene Gelenkköpfe nach unten vor. Auf diesem freien Teil der proximalen Phalanxfläche jeder der beiden Zehen sitzt ein parallelepipedisches Sesambein und bildet also gewissermaßen eine Verlängerung der Phalangen nach dem Tarsus hin. Auch diese Ossa sesamoidea sind plantarwärts tief eingekerbt, während volarwärts, wo sie nach dem Gesagten an die untere Fläche der Metatarsalköpfe stoßen, eine Einkerbung für die Crista der letzteren vorhanden ist, und ihrem lateralen Teil eine Gelenkrinne durch die seitlich am Metatarsus sitzenden Knorren (S. 243) geboten wird.

Die nach der Fußsohle gerichtete tiefe Einbuchtung dient zur sicheren Führung der entsprechenden Beugemuskelsehnen.

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß diese mit den Phalangen fest verbundenen Sesambeine zunächst vermöge ihrer nach unten gerichteten tiefen Einkerbung jedes Ausspringen der Sehne des Beugemuskels bei dessen Kontraktion verhindern, daß aber anderseits infolge der doppelten Gelenkverbindung der Sesambeine mit dem Metatarsuskopf die Abwärtsbewegung der Zehen nur genau in der Richtung des letzteren erfolgen kann. Bei der Abwärtsbewegung der Zehen müssen sich entsprechend der Richtung der Gelenkflächen am Metatarsus naturgemäß die beiden seitlichen Sesambeine einander nähern, der Spalt zwischen ihnen muß sich mit andern Worten verengern, und in ihm findet dann das schwächere, zapfenartige Sesambein der Mittelzehe einen Widerhalt. Daraus ist ersichtlich, wie ausgiebig dafür Sorge getragen ist, daß die Bewegung der Zehen nur gleichzeitig und nur nach unten, nie seitlich erfolgen kann.

Die Sesambeine an der Basis der Krallenphalangen (Taf. VII Fig. 9 *o.s.II*) sind kleine viereckige Knochenplatten, welche mit der unteren Fläche der Trochlea der zweiten Phalangenreihe artikulieren und mit den unten an die dritten Phalangenreihen angewachsenen Knochenleisten in fester Verbindung stehen; ihre Befestigung und Artikulation entspricht also vollständig derjenigen, welche oben für die Ossa sesamoidea an der Basis von Zehe 2 und 4 beschrieben wurde. Die plantarwärts gerichteten Flächen weisen eine furchenartige Vertiefung auf, und dienen den die Krallen nach abwärts ziehenden Sehnen als Leitrinne, was beispielsweise das winzige rundliche Sesambein an der Basis der zweiten Phalanx der großen Zehe des Menschen für die Sehne des Musculus Flexor hallucis longus nicht zu tun vermag. Die Sesambeine von *Dipus* haben nach alledem für die Bewegung des Tieres eine nicht zu unterschätzende Bedeutung gewonnen und können nicht, wie es von Turner[1] geschieht, als »supernumerary bones« bezeichnet werden.

d. Die Dicke der Röhrenknochen von Dipus aegyptius.

Lichtenstein[2] schreibt: »Fast alle Knochen der hinteren Hälfte des Leibes sind an den ausgewachsenen Exemplaren hohl, ohne alle

[1] H. N. Turner, l. c. S. 27.
[2] Lichtenstein, l. c. S. 143

Diploë, dabei spröde und hart wie Vögelknochen, daher die von so vielen Beobachtern gerühmte zarte Durchsichtigkeit der Tarsen.« Diese Beobachtungen sind vollkommen richtig. Quer- und Längsschnitte durch die Röhrenknochen der Springmäuse sind nur schwierig zu erhalten, da die zarten Knochenwandungen fast ebenso spröde sind, wie der Schmelz mancher Zähne. An gelungenen derartigen Längsschnitten fällt die Zartheit der Knochenwandung und die außerordentlich sparsame Entwicklung der Substantia spongiosa sofort in das Auge. Letztere erstreckte sich beispielsweise an einem 36 mm langen Femur nur 6 bis 7 mm weit von den Enden nach der Mitte zu, war dabei nur etwa bis 1 mm von der Gelenkfläche verhältnismäßig dicht, sonst aber nur aus sehr spärlichen, dafür aber ziemlich kräftigen Bälkchen und Lamellen zusammengesetzt; von der Epiphysengrenze war nichts zu erkennen. Auf den ersten Blick glaubt man, daß die Substantia compacta bei *Dipus* wesentlich schwächer entwickelt wäre, als bei andern Säugetieren, eine Vermutung, die jedoch durch sorgfältige vergleichende Messungen nicht bestätigt wird. Ich maß die Dicke des Oberschenkels von *Dipus* mit Hilfe eines Zeissschen Objektmikrometers und fand, daß derselbe in der Mitte einen Durchmesser von 2,13 mm hatte, während die durch die Substantia compacta aufgebaute Wandung nur 0,44 mm dick war. Die Länge dieses Femur betrug, wie oben angegeben, 36 mm. Zum Vergleich wurden Femora vom Kaninchen und vom Menschen gemessen. Der Kaninchen-Oberschenkel war 88 mm lang, hatte einen mittleren Durchmesser von 5,75 mm und besaß eine Wandungsstärke von 0,9 mm. Beim Menschen wies der 469 mm lange Oberschenkel einen mittleren Durchmesser von 27,8 mm auf, während die Substantia compacta 6 mm mächtig war. Rechnet man aus, welchen Durchmesser und welche Wandungsstärke ein Femur von *Dipus* haben würde, wenn er die Länge desjenigen des Kaninchens und weiterhin des Menschen erreichte, so erhält man folgende Zahlen: ein 88 mm langer *Dipus*-Oberschenkel würde 5,2 mm Durchmesser und 1,07 mm Wandungsstärke, ein 469 mm langer aber 27,7 mm Durchmesser und 5,73 mm Wandungsstärke besitzen. Der Vergleich dieser Zahlen liefert das überraschende Ergebnis, daß die Femora von *Dipus aegyptius*, *Lepus cuniculus* und *Homo sapiens* relativ gleich stark sind. Zum mindesten sind die Abweichungen unter den sich entsprechenden Zahlen nicht erheblich genug, als daß man der Springmaus in bezug auf die Knochenstärke eine besondere Anpassung an ihre Bewegungsweise zuschreiben könnte. Über die mikro-

skopische Beschaffenheit der Röhrenknochen von *Dipus aegyptius* wird S. 257 und S. 264 berichtet werden.

II. Skelett der Hinterextremität des geburtsreifen Dipus aegyptius Hempr. et Ehrbg.

»Auch der an mancherlei Seltsames im weiten Gebiete der Tierwelt gewöhnte Zoologe muß erstaunen, wenn er das erstemal einen neugeborenen *Dipus* zu sehen bekommt. Das kleine, nackte, blutrote Geschöpf, das sich hilflos und mauseartig piepend hin- und herwälzt, hat zunächst gar keine Ähnlichkeit mit seinen Eltern. Es könnte gar mancherlei daraus werden.« Mit diesen Worten beginnt SCHMIDTLEIN[1] seine Beschreibung der einen Tag alten Wüstenspringmaus. In der Tat läßt die beigefügte Abbildung von den Eigentümlichkeiten des ausgebildeten *Dipus*-Körpers absolut nichts erkennen. Während nämlich bei der erwachsenen Springmaus der Oberkörper wesentlich schwächer entwickelt ist als der Hinterkörper, weist das neugeborene Tier gerade das umgekehrte Verhältnis auf. Ein dicker plumper Kopf sitzt an einem gedrungenen Rumpf, der nach hinten sich verjüngt und in der Beckengegend geradezu dürftig entwickelt ist.

Die uns hier vor allem interessierenden Hinterextremitäten übertreffen mit 15 mm Länge nach SCHMIDTLEINS Messung die Vorderbeine nur um 2 mm und nähern sich mit dem Metatarsus der Bauchseite des Tieres.

Wie bereits oben S. 233) angegeben, waren für die vorliegende Untersuchung der Hinterextremitäten von *Dipus aegyptius* Hempr. et Ehrbg. das von SCHMIDTLEIN beschriebene Stadium, sowie aus dessen später eingegangener Zucht zwei Embryonen vorhanden. Es stellte sich heraus, daß diese geburtsreifen Embryonen hinsichtlich der Hinterextremitäten nur unerheblich von dem neugeborenen Tiere abwichen. Wenn mir hiernach für das Studium der Entwicklung der so interessanten Hinterbeine von *Dipus aegyptius* eigentlich nur zwei Stadien, das sehr jugendliche und das erwachsene zur Verfügung standen, so sind doch die zwischen beiden — ganz abgesehen von den Maßen, über die im nächsten Teil eingehend berichtet werden wird — ermittelten Unterschiede erheblich genug,

[1] SCHMIDTLEIN, Beobachtungen an Wüstentieren. Zoologischer Garten. Frankfurt a. M. 1895. Jahrgang XXXVI. Heft 3. S. 7.

um näher beschrieben zu werden und einen Einblick in die nach der Geburt vor sich gehenden Veränderungen der einzelnen Skelettelemente zu gewähren.

Die Ober- und Unterschenkel der jugendlichen Exemplare wurden präpariert, und die bis auf den Metatarsus winzigen und durchaus knorpeligen übrigen Knochenanlagen an Schnittserien in querer und frontaler Richtung studiert.

Die von der Muskulatur tunlichst befreiten Skelettstücke der fötalen Hinterextremität von *Dipus* (Taf. VII Fig. 2) erscheinen wesentlich plumper als die des erwachsenen Tieres. Es ist das weniger eine Folge des Verhältnisses der Länge zur Dicke der Röhrenknochen, welches Verhältnis beim Femur des erwachsenen Tieres gleich 14 : 1 und beim Fötus gleich 13,6 : 1 bestimmt wurde — vielmehr wird der Eindruck größerer Gedrungenheit hervorgerufen durch die relativ wesentlich mächtigere Entwicklung der Gelenkenden, auf die beim Femur des Fötus die Hälfte, bei dem des erwachsenen Tieres aber nur ein Drittel der Gesamtlänge kommt. Trotz dieser verhältnismäßig bedeutenden Größe sind die knorpeligen Gelenkenden der jungen Individuen aber bei weitem nicht so scharf modelliert, wie die bis auf die eigentlichen Gelenkflächen völlig verknöcherten des erwachsenen Tieres.

a. Der fötale Oberschenkel.

Am jugendlichen 8 mm langen Femur (Taf. VII Fig. 2 *fe*) ist vom Collum fast nichts zu erkennen, vielmehr sitzt das Caput dieses Knochens als halbkugelige Erhöhung seitlich an dem durch die Trochanterenanlagen dick aufgetriebenen proximalen Oberschenkelende. In gleicher Weise ist mehr als das Viertel des distalen Femurrandes durch die Condyli fast kugelig gestaltet. Wie bereits erwähnt, sind die Gelenkenden des Oberschenkelbeines noch vollkommen knorpelig. Die zwischen ihnen befindliche Anlage des Schaftes aber ist in der Entwicklung bedeutend weiter vorgeschritten. Unter dem Periost ist hier schon ein vollständiges Knochenröhrchen ausgebildet, das bei der Behandlung mit einem Gemisch von Alkohol, Glyzerin und Essigsäure durch seine dunkle Färbung auffällt. Auf den histologischen Stand dieser Knochenanlage wird bei der Tibia und dem Metatarsus näher eingegangen werden.

b. Der fötale Unterschenkel.

Die Tibia (Taf. VII Fig. 2 *tib*) mißt beim Fötus 7 mm, von denen nahezu 4 mm auf den im Stadium beginnender Verknöcherung befindlichen Schaft, die übrigen 3 mm auf die knorpeligen Gelenkenden kommen. Wie das Femur, so ist auch die fötale Tibia wesentlich plumper als die völlig ausgebildete; insbesondere ist von der leichten S-förmigen Krümmung, welche die letztere auszeichnet, bei jener nichts zu bemerken. Auffallend gut modelliert ist bei diesem frühen Entwicklungsstadium bereits das distale Gelenkende, welches nach den Quer- und Längsschnitten fast kapselartig über die knorpelige Trochlea des *Astragalus* hinweggreift.

Von der Fibula (Taf. VII Fig. 2 *fib*) ließ sich an einer tunlichst rein skelettierten und alsdann in Kanadabalsam gelegten rechten fötalen Hinterextremität erkennen, daß dieselbe als zartes Stäbchen auf der Außenseite der Tibia lag, aber auffallenderweise sich von letzterer bereits am distalen Gelenkende abhob. Im Gegensatz hierzu wurde bei der Untersuchung der Hinterextremitäten des erwachsenen Tieres konstatiert, daß die Fibula mit der Tibia auf der größeren Hälfte der Länge des Unterschenkels verschmolzen war und sich von letzterer als zarte Knochengräte nur in den proximalen zwei Fünfteln der Gesamtlänge des Unterschenkels (S. 238) trennte. Aus diesen Angaben geht hervor, daß das Längenwachstum von Tibia und Fibula vor allen Dingen nahe an deren distalen Enden erfolgen muß. Genaueres hierüber ließ die Schnittserie erkennen, welche den Metatarsus in frontaler Richtung zerlegt und infolgedessen von dem unteren Ende des Unterschenkels Querschnitte geliefert hat. In diesen Querschnitten, und zwar in solchen, die etwa durch die Mitte des Unterschenkels gehen, besitzt die Tibia rhombische Gestalt, und von ihr vollständig getrennt liegt die elliptisch erscheinende Fibula.

Geht man in der Reihe der 15 μ dicken Schnitte von demjenigen Schnitte, in dem die Tibia am Calcaneus verschwindet, also vom äußersten Unterschenkelende aus, um 90 Einzelschnitte, d. h. um 1,3 mm nach oben, so sieht man die Tibia (Taf. VIII Fig. 15 *tib*) von einem dünnen perichondralen Knochenringe umgeben, von dem kräftige, teilweise durch Brücken verbundene Zapfen in die innere Faserschicht des stark entwickelten Periosts ausstrahlen. Bekanntlich stellt dieser spongiöse Überzug des perichondralen Knochens die

Anlage des Haversschen Kanalsystems dar[1]. In dem von diesem perichondralen Knochenringe umgebenen Raum, und zwar dem Rande nahe, sieht man ein Netzwerk von Bälkchen und Lamellen enchondralen Knochens den in der Entwicklung begriffenen primordialen Markraum durchziehen. In der Mitte der Tibia aber liegt noch ein Rest von verkalktem Knorpel, dessen stark vergrößerte Zellen auffallend schwach gefärbt sind.

Die Anlage der Fibula (Taf. VIII Fig. 15 *fib*) weicht auf demselben Schnitt ziemlich erheblich von der eben beschriebenen der Tibia ab. Die junge Fibula stellt nämlich einen geschlossenen, kräftigen perichondralen Knochenring dar, von dem nur äußerst spärliche und niedrige Zapfen in das dünne Periost hineinragen. In gleicher Weise sitzen auf dem Innenrande nur vereinzelte Zacken und Höckerchen von enchondralem Knochen, und durchzieht nur hier und da ein einzelnes Bälkchen von solchem den von einer feinkörnigen, gleichmäßig gefärbten Masse erfüllten primordialen Markraum. Die Periosthüllen beider Unterschenkelknochen verlaufen auf diesem Schnitt vollständig getrennt voneinander und werden nur durch einige schwache Bindegewebsfasern zusammengehalten.

Wie bereits erwähnt, ist die Periosthülle der Tibia wesentlich dicker als diejenige der Fibula und weist eine deutliche Trennung in eine aus Fasern bestehende Innen- und eine aus mehreren Lagen von Bindegewebszellen mit lang spindelförmigen, der Längsrichtung des Knochens parallel gestellten Kernen bestehende Außenschicht auf.

Geht man in der Serie etwa 36 Schnitte, also ungefähr einen halben Millimeter nach unten, so machen Tibia und Fibula einen wesentlich andern Eindruck. Die perichondrale Knochenhülle ist bedeutend dünner, die Zapfen, welche bestimmt sind, die Haversschen Kanäle abzuschnüren, ragen viel weniger zahlreich in das Periost hinein, an welch letzterem die Scheidung in eine Faser- und eine Zellenschicht nicht scharf ausgesprochen ist. Von dem primordialen Markraum ist hier weder bei der Tibia noch bei der Fibula etwas zu bemerken, vielmehr sind beide von im Innern stark, nach der Peripherie zu weniger auffällig vergrößerten, außerordentlich schwach gefärbten Knorpelzellen erfüllt, zwischen welchen der hyaline Knorpel ein dünnwandiges, durch eingelagerte Kalksalze nur wenig getrübtes Maschenwerk bildet. Zwischen den vollständig

[1] Stöhr, Lehrbuch der Histologie. 8. Aufl. Jena 1898. S. 130.

getrennten Periosthüllen beider Knochen verlaufen auch auf diesem Schnitte nur vereinzelte schwache Bindegewebsfasern.

Geht man noch 27 Schnitte weiter abwärts, so daß man sich also nur $^4/_{10}$ mm über dem distalen Ende der Unterschenkelknochen befindet, so hat man den Schnitt vor sich, auf dem die rein knorpelige Anlage der Tibia eben mit der histologisch gleich gebauten Fibula verschmilzt. Von perichondralen Verknöcherungen ist auf diesem Schnitt absolut nichts zu sehen. Die peripher gelagerten Knorpelzellen sind um ein weniges kleiner als die zentralen, welch letztere bereits etwas gequollen erscheinen, so daß die zwischen ihnen befindliche Knorpelsubstanz ein zwar dünneres, aber festeres Maschenwerk bildet, als man es im allgemeinen in den ersten Anlagen der Knochen zu sehen gewöhnt ist. Von einer durch eingelagerte Kalksalze hervorgerufenen Körnelung läßt sich hier in der gesamten Knorpelgrundsubstanz absolut nichts mehr erkennen. Nach außen erscheinen die Tibia- und Fibulaanlage, wie erwähnt, durch das Kleinerwerden der Zellen scharf begrenzt und werden von einer Periosthülle umgeben, die als solche zwar schon deutlich erkennbar ist, aber noch weniger deutlich als beim vorher beschriebenen Schnitt in eine Faser- und Zellenzone getrennt erscheint.

Die gleiche Beschaffenheit weist der verschmolzene Tibia- und Fibulaknorpel in den folgenden Schnitten auf. Die Tibiaanlage besitzt dabei einen trapezähnlichen Querschnitt. An einer Ecke der kürzeren der beiden parallelen Seiten dieses Trapezes sitzt, infolge einer Einschnürung sich deutlich abhebend, die Fibula. Auch bei starker Vergrößerung läßt sich zwischen Tibia und Fibula keinerlei Abgrenzung, etwa durch die Anordnung der Zellen oder durch eine die Knorpelgrundsubstanz durchziehende Linie, erkennen, vielmehr stellt der ganze durch Tibia und Fibula gebildete Querschnitt eine vollkommen einheitliche Knorpelmasse dar.

Betrachtet man die distale Endfläche des Unterschenkelbeines eines erwachsenen *Dipus aegyptius* und vergleicht man dieselbe mit dem eben geschilderten Querschnitt, so ergibt sich ohne weiteres, daß der Malleolus lateralis des ersteren aus der Fibula hervorgegangen ist, denn bereits auf dem fünften Schnitte, von demjenigen an gezählt, der zuerst die Verschmelzung von Tibia und Fibula zeigt, sieht man die Tibia + Fibula nicht mehr als einheitliche Fläche, vielmehr weist dieselbe erst zwei, bei weiteren Schnitten nur noch einen rundlichen Ausschnitt auf, in dem die knorpelige Anlage eines weiteren Skelettelementes liegt. Es ist mit andern Worten bereits

hier die Gelenkkapsel durchschnitten, mit welcher der Unterschenkel über die Trochlea astragali hinweggreift.

Auf dem 18. Schnitte, unterhalb der Verschmelzungsstelle zwischen Tibia und Fibula, verschwindet die letztere vollständig, und noch 10 Schnitte weiter auch die Tibia.

Aus der vorstehenden Beschreibung der Querschnitte durch den distalen Teil des Unterschenkels ergibt sich, daß bei dem kurz vor der Geburt stehenden Fötus von *Dipus aegyptius* Tibia und Fibula 1,3 mm oberhalb der distalen Endfläche perichondrale Knochenhülsen mit bei der Tibia ziemlich reichlichen, bei der Fibula höchst spärlichen, enchondralen Knochenbälkchen darstellen; daß ferner diese Verknöcherungen weiter nach unten rasch verschwinden, und daß Tibia und Fibula in rein knorpeligem Zustande erst 0,36 mm oberhalb ihres äußersten distalen Endes miteinander zu einer vollkommen einheitlichen Knorpelmasse verschmelzen.

Vergleicht man diese Befunde mit den bei der Beschreibung des völlig ausgebildeten Unterschenkels gemachten Angaben (S. 238), so ergeben sich für dessen Skelettelemente höchst auffällige Wachstumsverhältnisse. Der ausgebildete Unterschenkel wurde 53 mm lang gefunden. Dabei stellt die Fibula bis 23 mm von oben herab eine von der Tibia getrennte Knochengräte dar, die weiterhin mit dem Schienbein verschmilzt, so daß auf 30 mm Länge der Unterschenkel nur aus einem einzigen Skelettelement besteht. Auf Prozente umgerechnet, ergibt sich demnach, daß 43,4 % von der Gesamtlänge des Unterschenkels aus zwei, dagegen 56,6 % aus einem Knochenschaft bestehen.

Im schroffsten Gegensatz hierzu mißt bei dem 7 mm langen fötalen Unterschenkelbein der Teil, in welchem Tibia und Fibula verschmolzen sind, nur 0,36 mm, so daß für den Abschnitt mit getrennter Tibia und Fibula 6,64 mm verbleiben, mit andern Worten: beim Fötus sind 5 % der Unterschenkelknochen verschmolzen, 95 % ihrer Länge aber getrennt. Es ergibt sich demnach, daß der ganze Unterschenkel vom nahezu geburtsreifen Zustand an bis zu seiner völligen Ausbildung um das 7,6fache wächst, daß aber dabei das Wachstum für den oberen, aus getrennter Tibia und Fibula bestehenden Teil das $3^1/_2$fache, dahingegen dasjenige für das untere, aus verschmolzener Tibia + Fibula bestehende Ende das 83fache beträgt.

Da die Frage nahe lag, ob in dem unteren Teile des ausgebildeten Unterschenkelbeines irgendwelche Spuren der Entstehung

aus zwei Knochenanlagen vorhanden sind, wurden von diesem Knochen Querschliffe aus dem distalen Abschnitt, sowie aus demjenigen, in welchem sich die Fibula von der Tibia trennt, angefertigt. Die Herstellung dieser Schliffe wurde durch die außerordentliche Dünnheit der Knochenwandung und die fast glasartig zu nennende Sprödigkeit des Unterschenkelbeines ziemlich erschwert, doch wurden nach einiger Übung für die mikroskopische Untersuchung hinreichend dünne, vollständig geschlossene Knochenringe erhalten. Obwohl solche auch von Stellen nahe dem distalen Ende angefertigt wurden, ließ doch keiner derselben etwas von spongiöser enchondraler Knochensubstanz erkennen. Da aber, wie S. 254 angegeben ist, derartiges Maschenwerk in der fötalen Tibia bis weit über deren Verwachsungsstelle mit der Fibula zu beobachten war, so ergibt sich, daß dasselbe während des Wachstums einer weitgehenden Resorption unterliegt, der Unterschenkel also gerade wie der Oberschenkel (S. 250) fast in seiner ganzen Länge frei von Substantia spongiosa ist (Taf. VIII Fig. 10).

Die im Mittel etwa nur 0,33 mm dicke Wandung der ausgebildeten Tibia setzt sich deutlich aus drei verschiedenen Schichten zusammen. Die innerste dieser Lagen weist eine schwach entwickelte lamellare Struktur auf. Die Höhlen der diesen inneren Grundlamellen eingelagerten, nicht besonders zahlreichen Knochenkörperchen besitzen dick spindelförmigen bis runden Querschnitt. Nur selten sieht man durch diese innerste Schicht Haverssche Kanälchen nach dem Innenraum in radiärer Richtung ziehen. Dabei fällt auf, daß solche Kanälchen nicht von Speziallamellen umgeben sind, sondern daß vielmehr die direkt an sie stoßenden Knochenkörperchenhöhlen sich in konzentrischer Richtung erstrecken, wie alle übrigen der inneren lamellaren Knochenschicht. Die mittlere Schicht der Tibiawand ist diejenige, in welcher sich die Haversschen Kanäle in ziemlich reicher Anzahl vorfinden und miteinander dichotomieren. Das Lumen der Haversschen Kanäle ist außerordentlich klein, indem es im Durchschnitt nicht über 10 μ mißt, während Stöhr in seinem Lehrbuch der Histologie beim Menschen den Durchmesser zu 22 bis 110 μ angibt. In dieser mittleren Zone sind die Haversschen Kanälchen von spärlichen Speziallamellen umgeben, innerhalb deren sich die Knochenkörperchenhöhlen zu dem Kanälchenlumen konzentrisch stellen. Der nicht durch die Haversschen Kanäle und deren lamellare Umgrenzung erfüllte Raum wird durch Schaltlamellen mit zur Umrandung des Knochens parallel gestellten Knochen-

körperchen ausgefüllt. Die äußere Schicht ähnelt der inneren, da sie aus konzentrisch verlaufenden Grundlamellen besteht. Dieselben enthalten parallel zur Knochenperipherie gestellte dünnspindelförmige Knochenhöhlen, so daß diese äußere Knochenschicht die festeste sein dürfte. Ganz wie die Schicht der inneren Grundlamellen wird auch diese äußere Schicht von radiär gestellten Haversschen Kanälen hier und da durchbohrt, ohne daß diese Röhrchen einen Einfluß auf die Stellung der Knochenhöhlen ausüben.

Diese eben beschriebene mikroskopische Beschaffenheit weist das Unterschenkelrohr innerhalb des ganzen Abschnittes von 2 mm über der distalen Gelenkfläche bis dahin auf, wo die Lostrennung der Fibula von der Tibia sich als Hervorwölbung auf der Knochenoberfläche bemerkbar zu machen beginnt. Aus dieser ganzen, bei einem erwachsenen Tiere etwa 25 mm messenden Strecke läßt sich in dem Knochenrohr also nicht die Spur von zwei Knochenanlagen erkennen, jeder einzelne Schliff macht vielmehr den Eindruck, als sei er nur der Tibia entnommen.

An der Stelle, an welcher sich die Fibula von der Tibia zu trennen beginnt, hat ein Schliff etwa die Gestalt eines Siegelringes: Der innere Hohlraum besitzt dieselbe rundliche Gestalt wie weiter unten, während die sich hervorwölbende Fibula dem Knochen aufgesetzt erscheint, wie der Stein dem Ringe. Mit Hilfe des Mikroskops erkennt man auf diesem Querschnitt (Taf. VIII Fig. 11), daß die Schicht der inneren Grundlamellen die Tibiahöhle ringförmig umgürtet, und daß die Schicht der äußeren Grundlamellen ohne Unterbrechung oder Verdickung sowohl die Tibia, wie den Höcker, welcher sich durch die beginnende Ablösung der Fibula bildet, umschließt. Der innere Teil dieses Höckers ist vollkommen durch Knochensubstanz mit der Struktur der mittleren Tibiaschicht ausgefüllt, weist also Haverssche Kanälchen, von Speziallamellen umzogen, sowie Schaltlamellen auf. Von einem zentralen Hohlraum ist also in dem Fibulaansatz absolut nichts zu entdecken. Auf einem etwas weiter nach oben gelegenen Querschnitt hat sich zwischen der Tibia und der Fibula bereits eine deutliche Einschnürung gebildet. Die drei unterscheidbaren Knochenschichten legen sich hier vollkommen konzentrisch um den Tibiahohlraum herum. Die Fibula weist im Innern regellos gestellte und gestaltete, bald rundliche, bald drei- oder mehreckige Knochenhöhlen auf, sowie hier und da ein Haverssches Kanälchen mit Speziallamellen. Die zentrale Masse wird von einem geschlossenen Gürtel von äußeren Grundlamellen

mit winzigen, dünn spindelförmigen Knochenhöhlen umgeben. Von einem zentralen Markraum läßt also auch dieser Querschnitt der Fibula nichts erkennen. Der zwischen der Tibia und Fibula gelegene Raum wird in diesem Querschnitt von Knochenmasse erfüllt, die Haversschen Kanälchen mit Speziallamellen, sowie interstitielle Lamellen aufweist und nach außen durch einige sich von der Tibia loslösende und nach der Fibula hinziehende Grundlamellen bedeckt ist.

Eine Fibula eines erwachsenen Tieres wurde in ihrer gesamten Länge in zahlreiche Stücke zerbrochen und die Bruchflächen mit starker Lupe auf die Existenz eines zentralen Hohlraumes untersucht. Dabei stellte sich heraus, daß die Fibula eine überall vollkommen kompakte Knochengräte ist. Da nun im fötalen Stadium das Wadenbein (Taf. VIII Fig 15 *fib*), wie oben angegeben, eine zarte Hülse von perichondralem Knochen darstellt, durch welche sich sehr spärliche Bälkchen enchondralen Knochens hindurchziehen, so ergibt sich die interessante Tatsache, daß die Fibula bei *Dipus* zwar in der gewöhnlichen Weise als Röhrenknochen angelegt wird, diesen ihren Charakter aber nach der Geburt des Tieres während des Wachstums vollständig verliert.

c. Das fötale Fußskelett.

Die Tarsalia sind samt und sonders als Knorpel so gestaltet und angeordnet, wie beim erwachsenen Tier beschrieben wurde. Keines derselben läßt von beginnender Verknöcherung etwas erkennen, vielmehr werden sie alle aus hyalinem Knorpel aufgebaut. Auch das Entocuneiforme (Cuneiforme primum), welches durch seine Lagerung auf der Hinterfläche des Os metatarsale beim erwachsenen Tier etwas aus dem festen Verbande der Fußwurzelknochen losgelöst erscheint, ist beim Fötus genau an derselben Stelle und in der nämlichen Gestalt als hyaline Knorpellamelle präformiert.

Das Os metatarsale, jener lange Knochenstab, der das Hinterextremitätenskelett von *Dipus* demjenigen der Vögel so außerordentlich ähnlich macht, weicht beim Fötus und auch noch beim neugeborenen Tiere in höchst auffälliger und merkwürdiger Weise von seiner definitiven Gestaltung ab. Während nämlich das erwachsene Tier ein einziges Os metatarsale besitzt (Taf. VII Fig. 1, 4 und 5), das proximal an die vorderen Tarsalknochen stößt, distal dagegen sich in drei Gelenkenden gabelt, an denen die Zehen artikulieren, stoßen beim Embryo und auch beim jungen Tiere drei Ossa metatarsalia an die Fußwurzelknochen, verlaufen vollständig

getrennt nach unten und setzen sich jedes mit den Phalangen einer Zehe in Verbindung. Der Embryo und das neugeborene Tier haben also ein Entwicklungsstadium festgehalten, welches in der phylogenetischen Entwicklungsreihe jedenfalls weit zurückliegende Formen im Zustand der Reife aufgewiesen haben.

Bei einzelnen erwachsenen *Dipus*-Exemplaren waren auf dem Os metatarsale leichte Längsfurchen zu beobachten und zwar zogen zwei auf dessen Oberseite (Taf. VII Fig. 4) von der Fußwurzel aus bis dahin, wo sich der Mittelfuß in seine drei distalen Gelenkköpfe zu gabeln beginnt, während eine Furche auf der Mitte der Unterseite entlang zog (Taf. VII Fig. 5) (vgl. S. 242). Denkt man sich die oberen Furchen durch das Os metatarsale hindurch vertieft, bis sie die mittlere untere Furche erreichen, so wird der einheitliche Knochen in drei getrennte Knochenröhren zerlegt und man hat alsdann am erwachsenen Tier genau diejenigen Verhältnisse, welche am Embryo und am junggeborenen Tier zu konstatieren sind. Die in solcher Weise resultierenden drei Metatarsen würden dem Metatarsus II, III und IV der übrigen Säugetiere völlig entsprechen und nur durch ihre außerordentliche Länge auffallen. Aus dem Vergleich eines völlig ausgebildeten, entsprechend den Furchen in drei Teile zerlegt gedachten Mittelfußes mit einem jugendlichen ergibt sich zugleich die Verbindung der drei getrennten Metatarsalien des letzteren mit den Tarsalien. Es stößt nämlich, wie man auch auf Längsschnitten unter dem Mikroskop sieht, das jugendliche Metatarsale secundum gegen das Cuneiforme secundum, das Metatarsale tertium gegen das Cuneiforme tertium und das Metatarsale quartum gegen das Cuboid. Unten an das Metatarsale secundum (Taf. VIII Fig. 16) aber legt sich als solider Knorpelzapfen das Cuneiforme primum in ganz entsprechender Weise wie beim erwachsenen Tier, bei welchem dieses zur Knochenlamelle gewordene Keilbein sich unten und innen auf das Proximalende des Mittelfußknochens lagert.

Durchmustert man eine Serie von Querschnitten durch den juvenilen Mittelfuß vom proximalen Ende distalwärts, so sieht man zunächst die drei Metatarsalia sich so dicht aneinander legen, daß sie sich gegenseitig abplatten. Derartige Querschnitte durch den Mittelfuß haben infolgedessen annähernd fächerförmige Gestalt, weil jedes einzelne Os metatarsale im Schnitt, wie sich aus dem eben Erwähnten ergibt, dreieckig aussieht. Der fächerartige Eindruck wird noch dadurch erhöht, daß der Schnitt durch das Cuneiforme primum sich als viertes, annähernd dreieckiges Blatt an die drei Mittelfuß-

knochenschnitte legt. Alle vier Querschnitte stoßen dort aneinander, wo bei manchen völlig ausgebildeten Extremitäten die Längsfurche auf der Unterfläche des einheitlich gewordenen Os metatarsale dahinzieht. Geht man in der Schnittreihe weiter nach unten, so verschwinden zunächst die Schnittbilder durch das erste Keilbein, dann runden sich die beiden äußeren Metatarsalien ab, so daß deren Querschnitte sich als elliptische Flächen darstellen und einander so nahe rücken, daß sie sich fast berühren. Das mittlere Os metatarsale hat einen abgerundet dreieckigen Querschnitt (Taf. VIII Fig. 17 *met.III*) und schiebt sich zwischen die äußeren Mittelfußknochen ein, gelangt aber bei weitem nicht so weit nach unten, wie die beiden andern. Die drei Mittelfußknochen liegen also im ganzen proximalen Teil nicht nebeneinander, sondern erscheinen nach hinten bündelartig zusammengedrückt (Taf. VIII Fig. 16). Dabei ist das mittlere Metatarsale erheblich schwächer entwickelt als die beiden seitlichen. Diese eigenartige Stellung der drei Knochenanlagen verliert sich nach unten mehr und mehr. Letztere runden sich allmählich, gleichzeitig büßen die seitlichen an Umfang ein und rücken nach oben, so daß alle drei etwa in der Mitte ihrer Gesamtlänge annähernd gleich große Querschnitte aufweisen, von denen der mittlere nur wenig über den beiden seitlichen liegt, und die sich gegenseitig nur wenig abplattend, fast kreisrund sind. Noch weiter distalwärts rücken die Mittelfußknochen so weit auseinander, daß sich die gegenseitige Abplattung vollständig verliert, gleichzeitig geht aber auch die Rundung des Querschnittes verloren, indem sich an jeder der Knorpelleisten der Gelenkkopf zu bilden beginnt, an dem die proximalen Phalangen je einer Zehe artikulieren. Diese Gelenkköpfe lassen, obwohl sie sich in rein knorpeligem Zustande befinden, alle Einzelheiten erkennen, welche von den Gelenkköpfen des ausgebildeten Os metatarsale (S. 243) beschrieben wurden, auch steht der mittlere den beiden seitlichen hinsichtlich der Größe in diesem Jugendzustand um ebensoviel nach, wie dies beim erwachsenen Tier der Fall ist.

Zum Studium der histologischen Verhältnisse der jugendlichen Metatarsalien wurden Quer- und Längsschnitte durch dieselben angefertigt. Derartige Schnitte (Taf. VIII Fig. 17) zeigen, daß jedes Metatarsale für sich verknöchert und zwar befinden sich alle drei in demselben Stadium der Ossifikation, so daß die letztere nur von einem der drei Knochen geschildert zu werden braucht. Die beiden Enden jedes Metatarsale bestehen aus hyalinem Knorpel

(Taf. VIII Fig. 16 und 18 *hk*), dessen Zellen am Rande etwas dichter angeordnet sind als in der Mitte. Die Kerne dieser Knorpelzellen haben rundliche oder ovale Gestalt. In letzterem Falle ist ihre Längsachse bald senkrecht, bald wagrecht, oder schräg zur Längsrichtung der Knochenanlage gestellt. Etwa auf dem sechsten Teil der Gesamtlänge der letzteren finden offenbar Teilungsvorgänge in den Knorpelzellen statt, da man vielfach zwei oder mehrere von ihnen in einer Knorpelhöhle liegen sieht (Taf. VIII Fig. 18). Vielleicht infolge des durch diese Teilungen hervorgerufenen Druckes nehmen die Knorpelkerne nun spindelartige Gestalt an und stellen sich so, daß ihre Längsachse orthogonal zu derjenigen des sich entwickelnden Knochens gerichtet ist. Gleichzeitig rücken die Knorpelhöhlen gruppenweise zusammen, so daß man innerhalb solcher Gruppen im Schnitt die Knorpelgrundsubstanz sich fadenartig um die einzelnen Höhlen herumziehen sieht, während die Höhlengruppen durch dicke Massen von Knorpelgrundsubstanz getrennt werden. Noch weiter nach der Mitte der Knochenanlage zu beginnen die Knorpelzellen sich zu vergrößern und ihre Kerne wieder abzurunden. Durch diesen Vorgang erscheint der werdende Knochen hier wie blasig aufgetrieben, während gleichzeitig die Knorpelgrundsubstanz sich zwischen die geteilten Knorpelzellen einschiebt, so daß sich letztere meist einzeln in je einer Höhle befinden; dabei liegen aber noch immer die Zellen gruppenweise zusammen. Allmählich ändert sich nun die Knorpelgrundsubstanz, was am besten daran zu erkennen ist, daß dieselbe anfängt Hämatoxylin aufzunehmen. Man sieht auf dem Schnitt schwach gefärbte Maschen von solcher Knorpelgrundsubstanz und innerhalb derselben die Gruppen von gequollenen Knorpelzellen. Gleichzeitig mit diesem allmählichen Festerwerden büßt die Knorpelgrundsubstanz an Volumen ein, so daß die junge Knochenanlage wieder auf ihren normalen Umfang zusammenschrumpft. Ziemlich unvermittelt färbt sich die weiterhin folgende Knorpelgrundsubstanz sehr intensiv und erscheint bei stärkerer Vergrößerung feinkörnig, weil sich Kalksalze in ihr abgelagert haben.

In der Zone, in der sich dieser verkalkte Knorpel befindet (Taf. VIII Fig. 18 *kk*), ändert sich auch das histologische Bild in der Peripherie des verknöchernden Knorpelstabes vollständig. Oben an den Gelenkenden wird der Knorpel außen von mehrschichtigem Bindegewebe umgeben, dessen spindelförmige Zellen parallel zur Längsachse des Knorpels angeordnet sind. Mehr nach der Mittelzone des Metatarsus hin vergrößern sich einzelne dieser Binde-

gewebszellkerne und stellen sich rechtwinklig zu jenem: es sind dies die Osteoblasten, welche nunmehr perichondrale Knochensubstanz auf den Knorpelstab abzulagern beginnen. In schroffem Gegensatz zu den bei der Tibia herrschenden Verhältnissen bildet nun aber dieser perichondrale Knochen hier nicht eine nur hin und wieder durch die Anlage Haversscher Kanälchen unterbrochene Hülse, sondern umgibt vielmehr den Metatarsus als weitmaschiges Netzwerk. Durch die weiten Hohlräume in diesem perichondralen Balkenwerk wandern zahlreiche Osteoblasten in das Innere und beginnen den verkalkten Knorpel zu resorbieren, so daß ein rasch wachsender, primordialer Markraum gebildet wird.

Auf den vorliegenden Stadien von *Dipus* nimmt der Knorpel mit seinen Übergangsstadien bis zur beginnenden Verkalkung das distale und proximale Drittel jedes der drei Metatarsalia ein, während das mittlere Drittel proximal- und distalwärts aus verkalktem Knorpel besteht, seine mittlere Partie aber von dem entstehenden Markraum eingenommen wird (Taf. VIII Fig. 16) und sich über beide, d. h. den verkalkten Knorpel und den Markraum das lockere Flechtwerk von perichondraler Knochensubstanz legt.

Verfolgt man die Verknöcherung der drei Metatarsalia auf Querschnitten, so fällt naturgemäß die Zusammenquetschung der Knorpelzellen nicht auf, da man dieselben alsdann von der Fläche aus sieht. Übrigens ist auf solchen Schnitten zu konstatieren, daß die Verkalkung des Knorpels und die perichondrale Verknöcherung nicht bei allen drei Metatarsalia in derselben Höhe beginnt, vielmehr zeigt sich, daß bei Metatarsus II und IV, wenn man vom proximalen Ende ausgeht, der Knorpel früher verkalkt und mit einer an breiten Lücken reicheren perichondralen Knochenhülse bedeckt ist, als dies beim Metatarsus III der Fall ist. Dafür reicht aber bei letzterem die Verknöcherung weiter nach unten als bei den seitlichen Mittelfußknochen.

Aus dieser kurzen histologischen Beschreibung ergibt sich, daß das einheitliche Os metatarsale von *Dipus* sich nicht nur in Form dreier voneinander vollständig getrennter, den Metatarsalien II bis IV der übrigen Säuger entsprechender Knorpelstäbe anlegt, sondern daß jeder der letzteren auch noch ziemlich stark verknöchert (Taf. VIII Fig. 16), ehe die Verwachsung zu einem soliden Röhrenknochen vor sich geht. Leider fehlen die Übergangsstadien zwischen dem jung geborenen und dem erwachsenen Tier, so daß nicht konstatiert werden konnte, in welchem Alter die Springmäuse eigentlich ihr ein-

faches Metatarsale erhalten. Es konnte nur Gewißheit darüber zu erlangen gesucht werden, ob das Metatarsalrohr des erwachsenen *Dipus* noch Spuren seiner ursprünglich in der Dreizahl vorhandenen Anlage erkennen läßt.

Zu diesem Zwecke wurde ein Stück des Metatarsus einer erwachsenen Springmaus in verdünnte Salpetersäure, ein anderes in wässrige gesättigte Pikrinsäurelösung gelegt und letzterer nach und nach bis 8 % Essigsäure zugesetzt. Der Knochen wurde in den eben erwähnten Entkalkungsflüssigkeiten zwar weich, sobald ich denselben aber in Paraffin einbettete, wurde er wieder spröde und hart und trotz aller möglichen Versuche mit schwer schmelzbarem Paraffin (Schmelzpunkt 68° C.) oder mit Kollodium gelang es nicht, mittels des Mikrotoms Schnittserien anzufertigen.

Da diese Versuche fehlgeschlagen waren, wurden mit der Laubsäge, wie bei der Tibia, Blättchen in verschiedener Höhe aus dem ausgebildeten Metatarsus herausgeschnitten und dann zu mikroskopischen Präparaten verschliffen.

Die so erhaltenen Querschnittsbilder ergaben, daß das ausgebildete Metatarsale eine Knochenröhre darstellt, deren Wandung an den dicksten Stellen 0,3 mm, im Mittel 0,25 mm, stellenweise aber auch nur 0,15 mm mißt. Vom proximalen Ende an bis nahezu zur Gabelung in die drei distalen Gelenkköpfe ist keinerlei Substantia spongiosa entwickelt. Man sieht bloß bei manchen Exemplaren eine schmale, zarte Knochenlamelle (Taf. VIII Fig. 12 *l*) in das Lumen dort hineinragen, wo bei den nämlichen Tieren die mehrfach erwähnten leichten Furchen S. 242 und 260 auf der Außenfläche zu beobachten sind. In diesen schwachen Knochenleisten dürfte man berechtigt sein, Andeutungen der ursprünglich in der Dreizahl angelegten Mittelfußknochen zu sehen. Deutlicher sind am distalen Ende die vom Embryo und jungen Tier beschriebenen Verhältnisse zu erkennen, indem man hier vor der Spaltung in die drei Gelenkköpfe das Lumen des Mittelfußknochens durch längsverlaufende Scheidewände in drei vollständig voneinander getrennte Höhlungen mit rundem Querschnitt geteilt sieht (Taf. VIII Fig. 13). Die Scheidewände entstehen dadurch, daß jeder der drei Hohlräume von einem Knochenröhrchen umgeben ist, welch letzteres bei der Berührung mit seinem Nachbar verschmilzt, während über und unter der Verschmelzungslinie je ein im Querschnitt dreieckig erscheinender Hohlraum zwischen der Wandung des ganzen Metatarsalknochens und derjenigen der drei abgeschnürten Höhlungen verbleibt. Bis auf

diese nur auf eine kurze Strecke vorhandene Teilung des Metatarsuslumens ist von der ursprünglichen Anlage des Mittelfußes absolut nichts zu erkennen und auch beim Studium der feineren histologischen Verhältnisse nichts zu entdecken. Querschliffe durch die mittlere oder obere Partie des Mittelfußknochens zeigen nämlich folgende histologische Verhältnisse: Das weite Lumen wird von einer ziemlich mächtigen Schicht von inneren Grundlamellen umgeben. In diesen Lamellen besitzen die Knochenhöhlen dünn spindelförmige Gestalt und sind mit ihrer Längsachse der Peripherie des Querschnittes parallel gestellt (Taf. VIII Fig. 14 *gl.i*). Hier und da durchzieht ein Haverssches Kanälchen, ohne von Speziallamellen umgeben zu sein, und ohne die Stellung der Knochenhöhlen zu beeinflussen, diese ganze lamellare Schicht und mündet unter meist rechtem, gelegentlich aber auch spitzem Winkel in das Lumen. Auf diese innere Schicht legt sich eine zweite, in der die Haversschen Kanälchen in größerer Zahl auftreten, sich nicht selten verzweigen und von Speziallamellen umgeben sind (Taf. VIII Fig. 14 *h.s*). Für interstitielle oder Schaltlamellen bleibt meist kein Raum übrig, da die Haversschen Kanälchen mit ihren Lamellenschichten gewöhnlich direkt zusammenstoßen. Diese kanälchenreiche Schicht erstreckt sich fast bis zur Peripherie des Knochens, indem äußere Grundlamellen nur so weit entwickelt sind, als es zur Glättung der Oberfläche des Metatarsalrohres erforderlich ist. Natürlich münden Haverssche Kanälchen auch nach außen, da in ihnen die Blutgefäße verlaufen, denen die Ernährung des Knochens obliegt. In der Hauptsache besteht also die Metatarsuswandung aus zwei abweichend gebauten, gleichstarken Knochenschichten, nämlich einer inneren lamellaren und einer äußeren, aus verschmolzenen Röhrchen aufgebauten Lage. Das Os metatarsale weicht hiernach histologisch von der Tibia insofern ab, als bei ihm die Schicht äußerer Grundlamellen fast ganz fehlt, während letztere beim Schienbein dieselbe Mächtigkeit aufweist, wie die Röhrchenschicht und die innere Lamellenschicht.

In Schliffen vom distalen Ende, also aus der Gegend, in der das Lumen des Metatarsus in drei Einzelhöhlen gespalten ist, sieht man jede der letzteren von wenigen inneren Grundlamellen umgeben, während die Röhrchenschicht mehr als drei Viertel der Knochendicke ausmacht und ohne Einschnürung die Höhlungen umzieht.

Die ersten beiden Phalangen jeder Zehe sind gleichweit entwickelt: ihre Enden bestehen aus unverändertem hyalinen Knorpel

(Taf. VIII Fig. 19 *ph.I* und *II*), ihre mittlere Partie aber erscheint stark blasig aufgetrieben, indem sich hier die Zellen bereits genau in derselben Weise geteilt und vergrößert haben, wie es beim Metatarsus von den, den Gelenkenden benachbarten Partien beschrieben worden ist. Im Zentrum jeder dieser Phalangen hat der Knorpel bereits etwas von dem Färbmittel (Hämatoxylin) angenommen, doch läßt sich eine auf beginnende Verkalkung deutende Körnelung nicht erkennen.

In sehr auffallender Weise heben sich die Krallenglieder der Zehen von den übrigen Phalangen insofern ab, als sich ihr distales Ende fast auf demselben Stadium der Verknöcherung befindet, welches der Metatarsus aufweist, während ihr proximales Ende noch aus rein hyalinem Knorpel besteht. Ein Längsschnitt (Taf. VIII Fig. 19 *ph.III*) durch eins dieser Endglieder zeigt folgende höchst eigenartige histologische Verhältnisse: Auf einem kurzen, gleichmäßig dicken soliden Knorpelzylinder sitzt, ähnlich wie der Fingerhut auf dem Finger, eine zugespitzte Kappe von perichondralem Knochen, deren Außenwand durch die Anlage der ersten Havers'schen Kanälchen an mehreren Stellen tief ausgebuchtet ist und von einem derbfaserigen Periost überlagert wird. Die Spitze dieser perichondralen Knochentüte wird von etwas stark verkalktem Knorpel ausgefüllt, auf dem proximalwärts rasch die Übergangsstadien bis zum völlig hyalinen Knorpel folgen (s. Fig. 19). Die Ossa sesamoidea sind paarig, als linsenförmige Knorpelkerne angelegt, und die Zehen miteinander noch so weit verwachsen, daß nur die Spitzen der Krallenglieder frei nach außen ragen.

Vergegenwärtigen wir uns nach Vorstehendem das Hinterextremitätenskelett des geburtsreifen oder eben geborenen *Dipus*, so haben wir folgendes:

Das kurze plumpe Femur hat in der Mitte eine perichondrale Knochenhülse, im Inneren einen Markraum, alles übrige ist hyaliner Knorpel.

Tibia und Fibula besitzen beide einen primordialen Markraum, sind nur am distalen Ende 0,36 mm weit miteinander verschmolzen, verlaufen im übrigen völlig getrennt und haben gleichfalls eine, die knorpeligen Gelenkenden nicht erreichende perichondrale Knochenhülle.

Die Tarsalia sind samt und sonders in ihrer definitiven Gestalt als völlig hyaliner Knorpel vorgebildet.

An sie setzen sich drei Metatarsalia, deren jedes selbständig im

mittleren Teile seiner Längserstreckung perichondral zu verknöchern begonnen hat.

Mit jedem dieser Mittelfußknochen stehen drei Phalangen in Verbindung, von denen die ersten beiden die Anfänge beginnender Knorpelverkalkung im Zentrum aufweisen, während die Spitze jeder dritten, später eine Kralle tragende Phalanx bereits ziemlich stark perichondral verknöchert ist.

Im allgemeinen steht das Hinterextremitätenskelett der geburtsreifen, bzw. jungen Springmaus in bezug auf den Grad seiner Entwicklung wesentlich gegen das des neugeborenen Kindes zurück.

Nach O. Hertwig[1] ergibt sich folgender Vergleich: Während bei *Dipus* das Femur wie die übrigen Röhrenknochen nur in der Mitte von einer perichondralen Knochenhülse umgeben ist und unter derselben alle Veränderungen des Stützgewebes vom völlig hyalinen Knorpel an bis zur Ausbildung eines Markraumes in ganz allmählichem Übergange zu beobachten sind, ist beim neugeborenen Kind das Oberschenkelbein, dessen Verknöcherung bereits in der siebenten Embryonalwoche beginnt, bis auf die Epiphysen schon völlig verknöchert, ja in der distalen Epiphyse hat sich schon ein Knochenkern angelegt. Den gleichen Unterschied im Entwicklungsgrad weisen Tibia und Fibula auf, doch ist bei diesen Knochen zu konstatieren, daß dieselben bei den Springmäusen gleich weit vorgeschritten sind, während beim Menschen die Fibula gegen die Tibia zurückbleibt.

Die Fußwurzelknochen, von denen beim Menschen Calcaneus und Astragalus bereits im 2.—3. Monat, das Cuboid aber kurz vor der Geburt zu ossifizieren beginnt, sind bei *Dipus* wahrscheinlich bis ziemlich lange nach der Geburt nur als hyaliner Knorpel angelegt.

Bei den Metatarsalien, deren Entwicklung beim Menschen derjenigen der Metacarpalien parallel läuft und deren Verknöcherung von der 9. Embryonalwoche an beginnt, herrschen zwischen Mensch und Springmaus dieselben Unterschiede, wie sie bei Ober- und Unterschenkel zu konstatieren waren.

Höchst abweichend verhalten sich schließlich die Phalangen: während dieselben nämlich beim Menschen gleichzeitig mit den Metatarsalien zu verknöchern beginnen und in der Entwicklung allgemein die erste, also proximale Phalangenreihe, der zweiten, und

[1] O. Hertwig, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. Jena 1898. S. 609.

diese der dritten vorangeht, sahen wir bei *Dipus*, daß die erste und zweite Phalangenreihe nur die Anfänge der beginnenden Knorpelverkalkung zeigen, während die distalen Phalangen, die Krallenglieder, bereits mit einer kräftigen Kappe von perichondralem Knochen ausgestattet sind.

III. Längen- und Wachstumsverhältnisse der Hinterextremitäten von Dipus; Vergleich derselben mit den Sprung- und Laufbeinen andrer Tiere.

So auffällig auch bei *Dipus* erstens die Gesamtlänge der Hinterextremitäten von derjenigen der vorderen abweicht, zweitens die einzelnen Skelettelemente beider Extremitätenpaare sich hinsichtlich ihrer Längenentwicklung unterscheiden, drittens die Hinterbeine gegenüber dem Rumpf und Kopf entwickelt sind, so hat doch meines Wissens nach niemand diese höchst charakteristischen Eigentümlichkeiten des Springmauskörpers durch Messungen an ein und demselben Skelett zahlenmäßig festgestellt und dargetan, wie sich die in Betracht kommenden Skeletteile bei Tieren mit ähnlicher Fortbewegungsweise gestalten.

Lichtenstein[1] gibt Maße für *Dipus aegyptius* Hempr. et Ehrbg. an und sagt, daß die Vorderfüße »um das Sechsfache von der Länge der Hinterfüße übertroffen« werden. Seine Beschreibung der ägyptischen Springmaus lautet: »Leibeslänge $6^1/_2$ Zoll; Ohren $^2/_3$ der Kopflänge; Schwanz $7^1/_3$ Zoll mit deutlicher Pfeilzeichnung, die Spitze 1 Zoll weiß, vor derselben $1^1/_2$ Zoll schwarz; Fuß $2^7/_{10}$ Zoll auf der Sohlenseite mit braunem Haar bewachsen, auch das längere Borstenhaar unter der Zehenwurzel dunkelbraun, gegen die Spitze der Zehen weiß; die Zehen selbst von fast gleicher Länge; Farbe gelblich, aschgrau.«

Auch bei Nehring[2] finden sich viele Zahlenangaben über *Alactaga* und *Dipus*. Da dieselben sich auf fossiles Material beziehen, bei dem die Zugehörigkeit zu dem nämlichen Individuum wohl nur in seltenen Fällen feststeht, so können sie hier nicht berücksichtigt werden.

Eimer[3] beschreibt die Längenverhältnisse der Extremitäten von *Dipus jaculus* mit folgenden Worten: »Welch mächtige Entwicklung

[1] Lichtenstein, l. c. S. 145 und 151.

[2] Nehring, Neues Jahrbuch für Mineralogie usw. Stuttgart 1898. Bd. II. S. 1—38.

[3] Eimer, l. c. S. 146.

der Beine gegenüber den Armen bei den Springmäusen! Die Vordergliedmaßen samt Schulterblatt sind bei *Dipus jaculus* so klein, zart und zierlich, daß sie einem ganz andern Tiere anzugehören scheinen, als die hinteren. Etwa $6^1/_2$ cm sind Oberarm, Vorderarm und Hand zusammen. Fast ebenso lang ist der Oberschenkel allein, der Unterschenkel aber $7^1/_2$ cm, der Lauf ohne Calcaneus etwa 6 cm. Der Oberschenkel ist also verhältnismäßig so lang wie beim Frosch und den hüpfenden Vögeln.«

Wie bereits erwähnt, standen mir ein aus Schmidtleins Zucht stammendes neugeborenes Exemplar und zwei Embryonen von fast gleicher Größe, sowie die Skelette erwachsener Tiere aus dem zoologischen Museum zur Verfügung, so daß ich sowohl die Vorder- und Hinterextremitätenknochen unter sich vergleichen, als auch die für beide Entwicklungsstadien ermittelten Maße zueinander in Beziehung setzen, d. h. also das Wachstum der einzelnen Extremitätenknochen sowohl wie dasjenige des ganzen Körperskeletts ermitteln konnte.

a. Maße am erwachsenen Tier.

Die Länge von der Nasenspitze bis zur Schwanzwurzel wurde bestimmt, indem ich von dem Vorderende der Ossa nasalia geradlinig nach dem Foramen occipitale magnum maß und dann dem Verlauf des Rückenmarks bis zum letzten Sacralwirbel folgte, dieselbe betrug 130 mm. Der Abstand vom letzten Sacralwirbel beziehentlich Vorderende des ersten Schwanzwirbels bis zur Schwanzspitze, also die Gesamtlänge des Schwanzes, betrug 122 mm, demnach maß das ganze Tier 252 mm. Der Humerus, dessen äußerer Tuberkel gleiche Höhe mit dem Gelenkkopfe hat, ist in seiner ganzen Länge am Außenrande gemessen worden, es ergaben sich für denselben 14 mm. Bei Ulna und Radius wurde die geradlinige Entfernung ihrer beiden Endpunkte festgestellt. Der Radius ist der kleinere von beiden: er ist 20 mm lang, während die Ulna durch das Olecranon ihn an Ausdehnung übertrifft und eine Länge von 23 mm erreicht.

Die Gelenkflächen zwischen dem Radius und den Handwurzelknochen waren von der äußersten Phalanxspitze 13 mm entfernt, hiervon kamen auf den längsten Metacarpus 4 mm. Das gesamte Armskelett besaß nach alledem eine Längserstreckung von 47 mm.

Am Femur wurde von der Spitze des Trochanter major bis zum distalen Ende des Condylus lateralis eine Länge von 36 mm kon-

statiert, die Tibia maß vom Condylus medialis bis zum Malleolus medialis 53 mm. Das Os metatarsale besaß von der rundlichen Gelenkfläche des Metatarsus III bis zum Ende des mittelsten der drei getrennten distalen Gelenkköpfe eine Länge von 40 mm.

Die Mitte der Trochlea des Astragalus war von der äußersten Zehenspitze 73 mm entfernt, diese Entfernung entspricht bei der Hinterextremität derjenigen, die beim Vorderfuß vom proximalen Ende des Metacarpus bis zur distalen Fingerspitze festgestellt wurde. Für die Gesamtlänge der Hinterextremitäten ergeben sich demnach 36 + 53 + 73 = 162 mm. Selbstverständlich wurden alle diese Messungen an einem und demselben Exemplar vorgenommen, sie stellen also keine Mittelwerte dar, wollte man solche festsetzen, so würde man eine große Anzahl von Individuen messen müssen, da ich beispielsweise allein beim Metatarsus erwachsener Tiere Längenunterschiede von 7 mm = 17 % konstatieren konnte.

b. Maße am neugeborenen Tier.

Am neugeborenen Tier wurden in der gleichen Weise wie beim erwachsenen Messungen vorgenommen, welche folgende Zahlen ergaben:

Abstand der Ossa nasalia vom letzten Sacralwirbelende 48 mm,
Schwanzlänge 25 mm,
Gesamtlänge (Körper + Schwanz) 73 mm,
Humerus 7,3 mm,
Radius 5,3 mm,
Ulna 7,0 mm.
Hand (Handwurzel bis äußerste Phalanxspitze) 6 mm.
Gesamtlänge des Vorderbeines 18,6 mm,
Femur 8 mm,
Tibia 9 mm,
Metatarsus 5,5 mm.
Fußlänge (Trochlea astragali bis äußerste Phalanxspitze) 14,0 mm.
Gesamtlänge des Hinterbeines 31 mm.

Die für das erwachsene und das junge Tier erhaltenen Maße lassen sich zu folgender Tabelle vereinigen, in deren letzten beiden Rubriken berechnet ist, wie sich die Zahlen gestalten, wenn man die Längenmaße des jungen Tieres gleich 100 setzt, also den prozentarischen Unterschied ermittelt (Rubrik 3), und wenn man die nämlichen Längen gleich 1 setzt, also ausrechnet, auf das Wievielfache

nach der Geburt der ganze Körper, sowie seine Teile heranwachsen (Rubrik 4).

Tabelle I.

	Junges Tier	Erwachsenes Tier	Prozentarisches Verhältnis des erwachsenen zu dem jungen Tier	Abgerundetes absolutes Größenverhältnis des erwachsenen zum jungen Tier
Ossa nasalia bis letzten Sacralwirbel	48,0	130,0	271,0	$2^3/_4$
Schwanz	25,0	122,0	488,0	5
Gesamtlänge (Körper + Schwanz)	73,0	252,0	345,0	$3^1/_2$
Humerus	7,3	14,0	192,0	2
Radius	5,3	20,0	377,0	$3^3/_4$
Ulna	7,0	23,0	329,0	$3^1/_4$
Hand (Handwurzel bis äußerste Phalanxspitze)	6,0	13,0	217,0	$2^1/_4$
Arm im ganzen	18,6	47,0	252,7	$2^1/_2$
Metacarpus	—	4,0	—	—
Femur	8,0	36,0	450,0	$4^1/_2$
Tibia	9,0	53,0	589,0	6
Metatarsus	5,5	40,0	727,0	$7^1/_4$
Fuß (Trochlea astragali bis äußerste Phalanxspitze)	14,0	73,0	521,0	$5^1/_4$
Hinterextremität im ganzen	31,0	162,0	523,0	$5^1/_4$

Namentlich aus der letzten Rubrik dieser Tabelle ist ersichtlich, in welch außerordentlich verschiedenem Grade die einzelnen Skeletteile wachsen. Vor allen Dingen betrifft dieses Wachstum die Hinterextremität: während nämlich Kopf und Rumpf, sowie die Hand, noch nicht auf das Dreifache heranwachsen, verlängert sich die Hinterextremität um das $5^1/_4$ fache.

Auch die Wachstumsgeschwindigkeit der einzelnen Knochen muß sehr verschieden sein. Ich selbst war nicht in der Lage, dieselbe durch fortlaufende Messungen zu verfolgen, da aber Schmidtlein[1] in seiner schon öfters erwähnten Arbeit darauf bezügliche Angaben publiziert hat, so sei es gestattet, die von demselben gewonnenen Resultate hier einzufügen. Nach Schmidtlein sind es namentlich die ersten Wochen des freien Lebens, in denen

[1] Schmidtlein, l. c. S. 8—11.

das Tier die großen Verschiedenheiten der Längenverhältnisse zwischen dem postembryonalen und geschlechtsreifen Stadium auszugleichen beginnt. Schmidtlein maß den Abstand bei dem stark gekrümmten Tier von der Schnauzenspitze bis zur Schwanzwurzel und ebenso die Länge der Hinterextremitäten vom Hüftgelenk bis zur Zehenspitze geradlinig, wie es die Rücksicht auf die zarten und wahrscheinlich schon sehr unruhig zappelnden Tierchen mit sich brachte. Infolgedessen weichen seine Angaben erheblich von einigen der oben von mir gegebenen ab, was aber im vorliegenden Falle belanglos ist, da es sich um die Ermittlung von Verhältniszahlen handelt.

Schmidtleins Messungen sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt; in der letzten Rubrik derselben ist angegeben, wie sich die Gesamtlänge einschließlich des Schwanzes zu der des erwachsenen Tieres verhält. Der Ermittlung dieses Verhältnisses sind für das erwachsene Tier 252 mm zugrunde gelegt, die ich, wie S. 269 erwähnt, an einem ungewöhnlich starken Skelett maß. Schmitdlein würde wahrscheinlich eine etwas kleinere Zahl erhalten haben, wenn er das betreffende Junge im erwachsenen Zustand gemessen hätte.

Tabelle II.

	Kopf und Rumpf	Schwanz	Länge von der Schnauze bis zur Schwanzspitze	Vorderbein	Hinterbein	Verhältnis der Gesamtlänge (nach Rubrik 3) zu der gleich 252 mm angenommenen des erwachsenen Tieres
Dipus aegyptius, 1 Tag alt	40	20	60	13	15	1 : 4,2
- - 10 Tage -	50	30	80	—	30	1 : 3,15
- - 15 - -	70	35	105	25	50	1 : 2,1
- - 20 - -	80	40	120	30	70	1 : 1,7
				etwas über		
- - 25 - -	90	70	160	30	80	1 : 2
- - 29 - -	100	90	190	—	90	1 : 2,1
- - 34 - -	120	110	230	—	110	1 : 2,1

Die Tabelle zeigt deutlich, wie rasch das Tier, vor allen Dingen aber seine Hinterextremitäten wachsen. Während sich beispielsweise die Körperlänge vom 1.—20. Tage verdoppelt, verfünffachen die Hinterbeine ihre Länge, und einem Körperwachstum zwischen dem 15.—20. Tag um 14 % steht ein solches der Hinterextremitäten

um 40 % gegenüber. Ähnliche Verhältnisse beschreibt Semon[1] von den Macropodiden in folgender Weise: »In den Beutelstadien von Macropodiden, die ich untersuchen konnte, hat der Fuß mehr oder weniger seine definitive Struktur erlangt. Im *Macropus* von 29 mm (Scheitel-Steißlänge) und im jüngeren Stadium von *Betongia* (38,50,60 mm Maß von der Schnauze bis zur Schwanzbasis) ist er noch kurz und plump, besonders der Metatarsus wächst aber von jetzt an tüchtig in die Länge: Dadurch wird der Fuß immer schmaler und schlanker und nähert sich immer mehr seiner definitiven Gestalt.«

Wurden bis jetzt die Extremitätenknochen des jungen Tieres mit denen des erwachsenen Tieres verglichen und die Wachstumsgeschwindigkeiten ermittelt, so erübrigt noch der Vergleich der Elemente der Vorderextremität mit den entsprechenden der Hinterextremität. Auf Grund der in Tabelle I gegebenen absoluten Maße verhält sich beim

Tabelle III.

	neugeborenen Tier	erwachsenen Tier
Humerus: Femur	7,3 : 8,0	14,0 : 36,0
Radius: Tibia	5,3 : 9,0	20,0 : 53,0
Metacarpus: Metatarsus	—	4,0 : 40,0
Handlänge: Fußlänge	6,0 : 14,0	13,0 : 73,0
Vorderextremität: Hinterextremität	18,6 : 31,0	47,0 : 162,0

Übersichtlicher werden die Zahlen dieser Tabelle, wenn man die an der Vorderextremität genommenen Maße jedesmal gleich 1 setzt, man erhält dann bei Abrundung auf eine Dezimale folgende Zahlen:

Tabelle IV.

	Neugeborenes Tier	Erwachsenes Tier
Humerus: Femur	1,0 : 1,1	1,0 : 2,6
Radius: Tibia	1,0 : 1,7	1,0 : 2,7
Metacarpus: Metatarsus	—	1,0 : 10,0
Handwurzel bis Phalanxspitze : Fußwurzel bis Phalanxspitze	1,0 : 2,3	1,0 : 5,5
Vorderextremität: Hinterextremität	1,0 : 1,7	1,0 : 3,5

[1] Semon, Zoologische Forschungsreise in Australien und dem Malayischen Archipel. Denkschriften der medic.-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena. Jena 1894. V. Bd. S. 384.

Aus dieser Tabelle ist klar ersichtlich, wie außerordentlich viel näher sich beim jungen Tier in bezug auf ihre Länge die entsprechenden Skelettelemente der Vorder- und Hinterextremität stehen als beim erwachsenen Tier, ist doch, um die letzten Verhältniszahlen in Worte zu kleiden, beim jungen Tier die Hinterextremität nur 1,7 mal so groß als die Vorderextremität, während sie beim erwachsenen *Dipus* die letztere um das 3,5fache übertrifft.

Die Springmaus bewegt sich, wie wir gesehen haben, ausschließlich vermittels ihrer Hinterextremitäten fort und zwar so, daß stets, wenn die Ortsveränderung eine rasche ist, beide Hinterbeine gleichzeitig den Körper vom Boden abschnellen, so daß die Ortsveränderung durch eine Aneinanderreihung von Springbewegungen erfolgt. Zur Ausführung dieser Fortbewegung stehen dem *Dipus* in den Hinterbeinen drei bewegliche Hebelarme zur Verfügung: das Femur, die Tibia und der Metatarsus. Die Drehpunkte dieser Hebelarme befinden sich, wenn wir das Hüftgelenk außer Betracht lassen, im Kniegelenk, in dem zwischen der Tibia und der Trochlea astragali befindlichen Fersengelenk und in dem Gelenk zwischen Metatarsus und Phalangen.

Durch die Innervation der an den drei Hebelarmen sowie nach unten an den Phalangen, nach oben am Becken und der Wirbelsäule inserierenden Muskeln wird die Springmaus zu geradezu erstaunlichen Sprüngen befähigt. In der Literatur finden sich hierüber weit auseinandergehende Angaben. So schreibt Lichtenstein[1]: »Jeder Sprung beträgt nämlich mehrere Körperlängen und kann bei einiger Anstrengung so vergrößert werden, daß man nach den ungefähren Angaben sein höchstes Maß auf etwa zwanzig Körperlängen festsetzen darf.« Dabei folgen sich die Sprünge so rasch, und ist die dadurch bewirkte Flucht eine so behende, daß die Araber ihre Jagdhunde Springmäuse jagen lassen, um sie für die Antilopenjagd geschickt zu machen und an schnelle Wendungen zu gewöhnen.

Abboth hält nach Aldrich[2] eine Sprungweite von 5 oder 6 Fuß bei der »kangaroo or jumping mouse« für zu hoch und die Hälfte, also $2^1/_2$ bis 3 Fuß, für richtiger. Dem gegenüber aber bemerkt Aldrich, daß die Springmaus »leaped at least five or six feet«, und fügt hinzu, daß es jedenfalls viel auf das Alter der Tiere ankomme.

---

[1] Lichtenstein, l. c. S. 144.

[2] Aldrich, How far does the Jerboa jump? The American Naturalist. Philadelphia 1885. Volume XIX. S. 514.

Pettigrew[1] geht über 6 Fuß Sprungweite noch bedeutend hinaus. In einer Anmerkung schreibt er: »Die Springmaus kann, wenn sie verfolgt wird, 9 Fuß weit springen und ihre Sprünge so schnell wiederholen, daß man sie selbst mit einem schnellen Pferde nicht überholen kann.«

Nach den Beobachtungen an meinen Tieren halte ich die Angaben Lichtensteins und Pettigrews, nach denen das Tier 2,5 bzw. 2,9 m weit springt, für wahrscheinlich, so daß man also mit ersterem sagen darf, die Sprungweite beträgt etwa das zwanzigfache der Körperlänge. Was die Elevation über dem Boden beim Sprung anlangt, so sah ich meine Springmäuse sich von der platten Diele 50 bis 60 cm hoch emporschnellen.

Der Schluß lag nahe, daß die Springmäuse zu der erwähnten außerordentlich raschen Lokomotion durch das Längenverhältnis der drei als Hebelarme in Frage kommenden Röhrenknochen befähigt werden. Ist das richtig, so steht zu erwarten, daß dieses Verhältnis bei sich in andrer Weise bewegenden Tieren wesentlich abweichen, dagegen bei in ähnlicher Weise ihren Ort verändernden Tieren annähernd wiederkehren muß. Es war also zu prüfen, ob Eimers[2] Satz: »In allen Fällen haben dieselben mechanischen Ursachen dieselben Wirkungen, dieselben Umbildungen der Teile erzielt«, zu Recht bestünde.

Aus der Klasse der Säugetiere steht *Macropus giganteus* sowohl in bezug auf die allgemeine Körpergestalt, wie bzw. der Fortbewegung der Springmaus am nächsten. Nennt doch Zimmermann[3] das Riesenkänguruh — an die arabische Bezeichnung Jerboa für Springmaus anknüpfend — *Yerboa gigantea*, Kanguroo und beschreibt dasselbe folgendermaßen: »*Yerboa gigantea.* Animal istud, ex Cokii vel Banckii relatione, quod ad formam, Yerbuae simillimum est, cujus etiam progrediendi vel saliendi potius mores modumque exacte imitatur.«

In wilder Flucht führt auch das Känguruh gewaltige Sätze aus und berührt nach jedem derselben nur mit den Hinterfüßen den Boden. Brehm[4] gibt die Sprungweite beim

---

[1] Pettigrew, Die Ortsbewegung der Tiere nebst Bemerkungen über die Luftschiffahrt. Leipzig 1875. S. 30 und 31.

[2] Eimer, l. c. S. 145.

[3] Eberh. Aug. Zimmermann, Specimen zoologiae geographicae, quadrupedum domicilia et migrationes sistens. Lugduni Batavorum 1777. S. 526.

[4] Brehm, l. c. Bd. III. S. 648.

Macropus zu 6 bis 10 m, die Sprunghöhe zu 2 bis 3 m an. So gewaltig dieses Maß auch erscheint, so steht das Känguruh doch dem *Dipus* relativ ganz bedeutend nach, da eine Springmaus, falls sie auf die gleiche Größe, nämlich 1,75 cm heranwüchse und proportional ihre Sprungfähigkeit steigerte, alsdann über 30 m weit springen würde.

Das Skelett der Hinterextremität vom *Macropus* besteht natürlich aus denselben Teilen wie dasjenige von *Dipus*, nur sind die Mittelfußknochen voneinander getrennt. Es ist auf S. 278 hinsichtlich seiner Maße mit *Dipus* verglichen.

Eine Hüpfbewegung führt ferner der Hase aus: er schnellt sich mit seinen beiden langen Hinterbeinen gleichzeitig vom Boden ab und fällt nach jedem Sprunge auf alle vier Füße.

Bei sehr vielen andern Säugetieren erfolgt die Ortsbewegung insofern auf abweichende und doppelte Weise, als dieselben schreiten, wenn sie sich langsam fortbewegen, dagegen springen, wenn sie rasch von der Stelle zu kommen suchen. Als Beispiel sei das Pferd genannt. Führen wir im Anschluß an die Säuger noch den Menschen an, so ist über dessen Hinterextremität zu bemerken, daß beim Gang nach jedem Schritt der gesamte Fuß den Boden berührt, daß bei jedem, dem schnellen Laufe eingefügten Weitsprunge das Abschnellen nur durch ein Bein bewirkt wird, und schließlich die menschliche Hinterextremität auch zu ganz abweichenden Verrichtungen, wie zum Klettern, befähigt ist.

Was die Klasse der Vögel anlangt, so weicht der Bau ihres Hinterextremitätenskeletts insofern wesentlich von dem der Säuger ab, als die Anlagen der Fußwurzelknochen zum Teil mit dem Unterschenkel, zum andern Teil mit dem Mittelfußknochen verschmelzen[1]. Das Fersengelenk liegt bei ihnen also zwischen dem Tibio-Tarsale und dem Tarso-Metatarsale. Bei manchen Vögeln kehrt bei der Ortsveränderung auf dem Boden genau dieselbe Bewegungsweise wieder, die wir von den Springmäusen her kennen. Sehen wir beispielsweise eine Amsel oder einen Hänfling hüpfen, so werden wir in hohem Grade an die Bewegung der Springmaus erinnert. Andre Vögel dagegen führen konstant Schreitbewegungen aus, ich verweise als Beispiel auf einen so ausgezeichneten Läufer wie den Strauß, sowie auf den wie auf Stelzen gehenden Flamingo.

[1] Gegenbaur, Vergleichend-anatomische Bemerkungen über das Fußskelett der Vögel. Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin. Leipzig 1863. S 463.

Unter den Reptilien fehlen die Springer, bis auf den wenig bekannten australischen *Chlamydosaurus* Kingi und fossile Dinosaurier (*Campsognathus longipes* Wagn.), dagegen sind sie in der Klasse der Amphibien zahlreich (Frösche). Auch bei diesen letzteren sind in der Hinterextremität im wesentlichen drei Hebelarme entwickelt, die sich zu denen der springenden Säuger in Parallele setzen lassen. Es entspricht nämlich der Oberschenkel, sowie der aus der Verwachsung des Schien- und Wadenbeines hervorgegangene Unterschenkel der Anuren vollständig den gleichnamigen Hinterextremitätenknochen der Säugetiere. Der dritte Hebelarm aber wird bei den Anuren im Gegensatz zu den Säugern durch das außerordentlich in die Länge gezogene Tibiale und Fibulare gebildet, und das Gelenk, welches demjenigen zwischen Metatarsus und Phalangen bei *Dipus* entspricht, befindet sich bei den springenden schwanzlosen Lurchen zwischen Fußwurzel und Mittelfuß. Über die Sprungfähigkeit von *Rana mugiens*, den Ochsenfrosch, macht Pettigrew[1] die überraschende Angabe, daß derselbe, wenn er bedrängt wird, 6—8 Fuß weit und über eine 5 Fuß hohe Hecke zu springen vermag.

Interessant und bedeutungsvoll ist schließlich, daß die Dreizahl der Hebelarme auch in der Klasse der Gliederfüßler, und zwar bei einem so typischen Springer, wie dem Floh, auftritt. Dadurch nämlich, daß die Hüfte (Coxa)[2] eine ganz außergewöhnliche Entwicklung zeigt und »in der Größe ziemlich diejenige des Schenkels erreicht«, erscheint es natürlich, für die Springbewegung die Coxa des Flohes dem Femur der Springmaus, den Schenkel (Femur) des ersteren der Tibia, und schließlich die Schiene (Tibia) des Gliedertieres dem Tarsus-Metatarsus des springenden Säugers in Parallele zu setzen.

Nach alledem finden sich also bei den namhaft gemachten Tieren allenthalben drei frei bewegliche Hebelarme am Hinterbeinpaar, deren Analogie aus folgender tabellarischer Zusammenstellung ersichtlich ist:

---

[1] Pettigrew, l. c. S. 31.

[2] Taschenberg, Die Flöhe. Halle 1880. S. 19.

Tabelle V.

	Säugetiere	Vögel	Froschlurche	Gliederfüßler
I. Hebelarm	Femur	Femur	Femur	Coxa
II. Hebelarm	Tibia (Fibula)	Tibia (Fibula), Astragalus, Calcaneus	Tibia	Femur
III. Hebelarm	Tarsus + Metatarsus	Distale Tarsalknochenreihe + Metatarsus	Tibiale und Fibulare	Tibia

Nach dem von Eimer in seiner oben zitierten verdienstvollen Schrift entwickelten Gedanken müßte nun erwartet werden, daß die relativen Längen der drei Hebelarme bei den oben als Beispiele herangezogenen Tieren um so mehr übereinstimmen, je mehr Ähnlichkeit hinsichtlich der Lokomotion zu beobachten ist. Um hierüber Aufschluß zu gewinnen, wurden die sich entsprechenden Hebelarme der verschiedenen oben angeführten springenden und schreitenden Tiere gemessen. Die hierbei gewonnenen Zahlen sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

Tabelle VI.

	I. Hebelarm in mm	II. Hebelarm in mm	III. Hebelarm in mm	Gesamtlänge in mm
Dipus aegyptius	36	53	47	136
Macropus giganteus	225	445	180	850
Lepus timidus	140	151	81	372
Equus caballus	470	365	370	1205
Homo sapiens	469	380	151	1000
Turdus merula	28	45	31	104
Fringilla canabina	16	25	17	58
Struthio camelus	240	465	400	1105
Phoenicopterus ruber	85	310	270	665
Rana temporaria	25	30	15	70
Rana mugiens	63	66	31,5	160,5
Pulex irritans	0,5	0,525	0,515	1,54

Aus dieser Tabelle kann, da sie die an je einem Individuum festgestellten absoluten Längenmaße enthält, die vermutete relative Übereinstimmung oder Annäherung nicht hervorgehen, infolgedessen wurde bei jedem der Tiere die Totallänge der Extremität gleich 100 gezetzt und der prozentarische Anteil jedes Hebelarmes berechnet. Die Tabelle nimmt dann folgende Gestalt an:

Tabelle VII.

	I. Hebelarm	II. Hebelarm	III. Hebelarm
Dipus aegyptius	26,5	39,0	34,5
Macropus giganteus	26,5	52,3	21,2
Lepus timidus	37,6	40,6	21,8
Equus caballus	39,0	30,3	30,7
Homo sapiens	46,9	38,0	15,1
Turdus merula	26,9	43,3	29,8
Fringilla canabina	27,6	43,1	29,3
Struthio camelus	21,7	42,1	36,2
Phoenicopterus ruber	12,8	46,6	40,6
Rana temporaria	35,7	42,9	21,4
Rana mugiens	39,3	41,1	19,6
Pulex irritans	32,5	34,1	33,4

Zunächst überrascht es, daß diese Tabelle, im ganzen genommen, keine gute Übereinstimmung der einzelnen Hebelarme auch bei Tieren mit sehr ähnlicher Fortbewegung erkennen läßt, obwohl sich beispielsweise die für *Dipus aegyptius* ermittelten Zahlen: 26,5; 39,0; 34,5 wenigstens nicht allzuweit von denen bei *Turdus merula*, nämlich: 26,9; 43,3; 29,8 entfernen. Da aber andrerseits *Macropus giganteus* mit den Zahlen: 26,5; 52,3; 21,2 ganz erheblich von der Springmaus abweicht, so wurde geprüft, ob sich durch die Summierung zweier Hebelarme eine bessere und allgemeinere Übereinstimmung ergibt. Werden die Hebelarme 2 und 3, also bei den meisten Tieren Tibia, Tarsus nebst Metatarsus addiert, so resultiert folgende Tabelle, in der die Tiere auf Grund der sich ergebenden Resultate in von der oben gewählten abweichender Reihenfolge aufgeführt sind:

Tabelle VIII.

	I. Hebelarm	II. + III. Hebelarm
Dipus aegyptius	26,5	73,5
Macropus giganteus	26,5	73,5
Turdus merula	26,9	73,1
Fringilla canabina	27,6	72,4
Lepus timidus	37,6	62,4
Equus caballus	39,0	61,0
Rana mugiens	39,3	60,7
Rana temporaria	35,7	64,3
Pulex irritans	32,5	67,5
Homo sapiens	46,9	53,1
Struthio camelus	21,7	78,3
Phoenicopterus ruber	12,8	87,2

In dieser Tabelle tritt sofort eine gruppenweise, geradezu überraschende Übereinstimmung in der Länge des ersten Hebelarmes und der Summe der beiden andern hervor. Zunächst ist es die Gruppe: *Dipus*, *Macropus*, *Turdus* und *Fringilla*, bei deren sämtlichen Gliedern der Oberschenkel nur zwischen 26,5 und 27,6 %, die Summe von Tibia + Tarsus-Metatarsus zwischen 72,4 und 73,5 % schwankt. Im Mittel mißt hier das Femur 26,9, Tibia-Tarsus-Metatarsus aber 73,1 % der Gesamtlänge des Fußes.

Die zweite sehr — aber immerhin weniger als die erste — übereinstimmende Gruppe bilden: *Lepus*, *Equus*, *Rana*, *Pulex*; bei ihr schwankt das Femur von 32,5 bis 39,3 %, Tibia-Tarsus-Metatarsus von 60,7 auf 67,5 % der Gesamtlänge der drei Hebelarme; ersterer mißt also im Mittel 36,8, letzterer 63,2 % von der Hinterextremität. Völlig abweichend von diesen beiden Gruppen sowohl wie unter sich sind *Homo*, *Struthio*, *Phoenicopterus*. Wenn wir uns an die oben, S. 275 bis 277 geschilderte Fortbewegungsweise aller der Tiere erinnern, so sehen wir nun, daß diejenigen Tiere, welche sich ausschließlich oder vorwiegend springend und hüpfend auf nur zwei Beinen fortbewegen, die vollkommenste Übereinstimmung in dem Verhältnis Femur zu Tibia + Tarsus + Metatarsus zeigen und daß dieses Verhältnis 2 : 5 ist, die zweite Gruppe umfaßt diejenigen Tiere, welche bei schneller Ortsveränderung sich namentlich mit den Hinterextremitäten vom Boden abschnellen und nach Vollführung jedes Sprunges auf alle vier Füße niederfallen; bei dieser Gruppe ist das Verhältnis von Femur zu Tibia + Tarsus + Metatarsus

gleich 4 : 7. Die Übereinstimmung ist hier nicht ganz so groß wie bei der ersten, was darin seinen Grund haben dürfte, daß die Fortbewegungsweise hier bei weitem nicht so einseitig ist als bei der ersten Gruppe, indem ja *Equus* und *Pulex* nicht nur vortreffliche Springer, sondern auch gute Läufer sind.

Daß *Homo*, *Struthio* und *Phoenicopterus* weder unter sich noch mit den erwähnten Gruppen irgendwelche Übereinstimmung zeigen können, ist natürlich, wenn man an den vielseitigen Gebrauch der Hinterextremität des Menschen, an die einseitige Anpassung der Beine des Straußes an den Schnellauf und derjenigen des Flamingo an das langsame Waten im Wasser denkt.

Nach alledem hat sich also ergeben, daß bei im System weit auseinander stehenden Tieren gleiche Ursachen die gleichen Folgen gehabt haben, daß aber für das Springen sich nicht ein konstantes Verhältnis der drei wesentlich in Frage kommenden Hebelarme herausstellt, sondern daß ein solches nur zwischen dem Oberschenkel und der Summe aus Unterschenkel und Fuß besteht und daß dies durch die Zahlen 2 : 5 ausgedrückt wird.

Ergebnisse.

1) Das Skelett der Hinterextremität von *Dipus* ist dem der Vögel außerordentlich ähnlich. Dies beruht hauptsächlich darauf, daß nur ein auffallend langes Metatarsale und namentlich an drei Stellen gute gelenkige Verbindungen vorhanden sind, nämlich am Knie, zwischen Unterschenkel und Fuß und schließlich zwischen Mittelfuß und Phalangen.

2) Die Gelenke am *Dipus*-Bein sind so eingerichtet, daß die Bewegung fast nur in sagittaler Richtung möglich ist. Dies wird vor allen Dingen durch die zwei tiefen Aushöhlungen am Distalende der Tibia und die in dieselben eingreifenden hohen Gelenkrollen des Astragalus, sowie durch Cristen am unteren Teile der drei Gelenkenden des Metatarsus bewirkt, welch letztere die Phalangen und die mit ihnen verbundenen Sesambeine zu Bewegungen in rein sagittaler Richtung zwingen.

3) Mit dem längsten der Extremitätenknochen der schwach S-förmig gekrümmten Tibia ist die nur grätenartig entwickelte Fibula in den distalen drei Fünfteln verschmolzen. Kurz vor dem Distalende der Tibia erhebt sich auf deren Vorderfläche ein Knochenhaken und krümmt sich nach dem Malleolus lateralis hin. Unter dem-

selben und dem von ihm auslaufenden Ligamentum transversum cruris liegen die Sehnen des Musculus extensor digitorum longus. Da bei manchen Vögeln sich an der entsprechenden Stelle eine Knochenbrücke quer über die Tibia zieht, so kann in dem Knochenhaken eine Einrichtung gesehen werden, welche die Ähnlichkeit des Hinterextremitätenskeletts von *Dipus* mit dem der Vögel erhöht.

4) Der Tarsus erreicht nur den sechsten Teil der Länge der Tibia und besteht aus acht Knochen: dem Astragalus, dem Calcaneus, dem Naviculare, dem Cuboid, dem Cuneiforme primum, secundum und tertium und dem Tibiale. Letzteres sowie das Cuneiforme primum sind mit den übrigen Fußwurzelknochen nur lose verbunden, indem das Tibiale als kleines tetraedrisches Knöchelchen in einer Lücke zwischen Astragalus, Calcaneus und Naviculare liegt, während das Cuneiforme primum als meißelförmiger Knochen auf dem Metatarsus ruht und proximalwärts gegen das Naviculare stößt.

5) Der einheitliche Metatarsus der erwachsenen Springmaus weist bei manchen Individuen durch zwei leichte Längsfurchen auf der Oberseite und eine solche auf der Unterseite, sowie durch entsprechende niedrige Längslamellen in seinem Lumen und durch die Teilung des letzteren in drei getrennte Höhlen am Distalende Anklänge an seine bis nach der Geburt persistierende Anlage in Gestalt dreier getrennter Knorpelstäbe bzw. Knochenhülsen auf.

6) Femur, Tibia und Metatarsus sind typische Röhrenknochen, in denen nur in den Epiphysen eine aus wenig Bälkchen und Lamellen bestehende Substantia spongiosa entwickelt ist. Mikroskopisch erweisen sich Femur und Tibia aus drei Schichten zusammengesetzt, nämlich aus einer Schicht äußerer Grundlamellen, einer Schicht innerer Grundlamellen und einer an Haversschen Kanälen reichen Schicht zwischen beiden. Beim Metatarsus fehlt die Schicht äußerer Grundlamellen. Die Fibula wird gleichfalls als Röhrenknochen angelegt, entwickelt sich aber nach der Geburt zu einer völlig soliden Knochengräte.

7) Jede Zehe von *Dipus* ist mit zwei Sesambeinen ausgestattet, von denen eins mit der ersten Phalanx, das andre mit der dritten fest verbunden ist und die plantarwärts zur Aufnahme je einer Sehne des Beugemuskels der Zehen tief ausgefurcht sind.

8) Die Phalangen der drei Zehen von *Dipus* sind so miteinander verbunden, daß die krallentragenden Endglieder durch die Sehnen des Musculus flexor digitorum bei der Abwärtsbewegung aneinander

gepreßt werden und infolgedessen beim Sprung den Boden so berühren, als ob sie zu einem Hufe verwachsen wären.

9) Das Hinterextremitätenskelett des neugeborenen *Dipus* unterscheidet sich dadurch von dem des erwachsenen, daß Tibia und Fibula nur am distalen Ende verschmolzen sind, im übrigen aber vollkommen getrennt voneinander verlaufen, und daß der Mittelfuß aus drei getrennten Knochenanlagen, nämlich einem Metatarsale secundum, tertium und quartum besteht, von denen jedes für sich eine perichondrale Knochenhülse aufweist.

10) Bei der Geburt ist das Skelett der Hinterextremität von *Dipus* gegenüber dem andrer Säuger auffallend in der Entwicklung zurückgeblieben. Während nämlich beispielsweise beim Menschen bis auf das Naviculare und die drei Cuneiformia sämtliche Skelettelemente auf diesem Stadium bereits zum großen Teil verknöchert sind, weisen bei *Dipus* nur der Oberschenkel, Unterschenkel, Mittelfuß und die Krallenphalangen Hülsen oder tütenförmige Ossifikationen auf. Die sämtlichen Epiphysen, Tarsalien und ersten beiden Phalangenreihen dagegen sind noch rein hyaliner Knorpel.

11) Da bei der erwachsenen Springmaus das Femur 36 mm, die Tibia 53 mm, der Metatarsus 40 mm lang gefunden wurde, während bei der neugeborenen die entsprechenden Zahlen 8,0; 9,0; 5,5 lauten, so ergibt sich, daß das Femur nach der Geburt auf das $4^1/_2$fache, die Tibia auf das 6fache und der Metatarsus auf das $7^1/_4$fache heranwächst; bei der Tibia beträgt das Wachstum für den verschmolzenen Teil das 83fache und für den getrennt bleibenden das $3^1/_2$fache.

12) Der Vergleich der Sprungbeine von *Dipus* mit denen andrer Springer ergibt das interessante Resultat, daß der Oberschenkel zur Gesamtlänge von Unterschenkel und Fuß in einem festen Verhältnis steht, und zwar ist dieses Verhältnis bei den Tieren, welche nach dem Sprung nur auf die Hinterbeine fallen (*Dipus*, *Macropus*, *Turdus*, *Fringilla*), gleich 2 : 5, bei den Tieren hingegen, welche auf alle Füße niederfallen (*Lepus*, *Equus*, *Rana*, *Pulex*), gleich 4 : 7.

Literaturverzeichnis.

1885. Aldrich, How far does the Jerboa jump? The American Naturalist. XIX. Volume. Philadelphia.

1637. Aldrovandi, De quadrupedibus digitatis viviparis. Bonon.

1883. Baur, Der Tarsus der Vögel und Dinosaurier. Morpholog. Jahrbuch. Bd. VIII. Leipzig.

1890. Brehm, Tierleben. Bd. II und III. Leipzig und Wien.

1901. Eimer, Vergleichend-anatomische-physiologische Untersuchungen über das Skelett der Wirbeltiere. Leipzig.

1888. Flower, Einleitung in die Osteologie der Säugetiere. Nach der dritten unter Mitwirkung von Dr. Hans Gadow durchgesehenen Originalausgabe. Leipzig.

1881. Gadow in Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. VI. 4. Abteilung. Aves. Leipzig.

1863. Gegenbaur, Vergleichend-anatomische Bemerkungen über das Fußskelett der Vögel. Archiv für Anatomie, Physiologie und wiss. Medicin. Leipzig.

1898. Hertwig, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. Jena.

1874/1900. Leche in Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. VI. 5. Abteilung. Mammalia. Leipzig.

1825. Lichtenstein, Über die Springmäuse oder die Arten der Gattung Dipus. Abhandlungen der Königl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Berlin.

1876. Nehring, Beiträge zur Kenntnis der Diluvialfauna. Zeitschrift für die gesamten Naturwissenschaften. Bd. XLVII. Halle.

1898. —— Über Alactaga saliens fossilis Nehring (= Alactaga jaculus fossilis Nhrg.). Neues Jahrbuch für Mineralogie usw. Bd. II. Stuttgart.

1875. Pettigrew, Die Ortsbewegung der Tiere nebst Bemerkungen über die Luftschiffahrt. Leipzig.

1895. Schmidtlein, Beobachtungen an Wüstentieren. Zoologischer Garten. Jahrg. XXXVI. Heft 3. Frankfurt a. M.

1894. Semon, Zoologische Forschungsreise in Australien und dem Malaiischen Archipel. Denkschriften der medic.-naturwissenschaftl. Gesellschaft zu Jena. Bd. V. Jena.

1898. Stöhr, Lehrbuch der Histologie. Jena.

1890. Studniczka, Cyrene, eine altgriechische Göttin. Leipzig.

1849. Turner, Notes on the dissection of the Paradoxurus Typus, and of Dipus aegyptius. Proceedings of the Zoological Society of London. Part XVII. London.

1891. Vogt, Über die Verknöcherung des Hohlhandbandes und andrer Sesambeine der Säuger. Inaugural-Dissertation. Tübingen.

1777. Zimmermann, Specimen zoologiae geographicae, quadrupedum domicilia et migrationes sistens. Lugduni Batavorum.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VII—VIII.

Erklärung der bei den Figuren häufiger wiederkehrenden Buchstabenbezeichnungen.

Anatomische Bezeichnungen.

fe Femur.

t.ma Trochanter major,
t.mi Trochanter minor,
c.f Caput femoris,
ep Epicondylus,
co Condylus.

pa Patella, *tib* Tibia, *fib* Fibula, *ta* Tarsus.

a Astragalus,
ca Calcaneus,
n Naviculare,
cb Cuboid,
c_I, c_{II}, c_{III} Cuneiformia,
t Tibiale.

met Metatarsus.

met_{II}, met_{III}, met_{IV} beim neugeborenen Tier.

ph Phalangen.

ph_I erste Phalangenreihe,
ph_{II} zweite Phalangenreihe,
ph_{III} dritte Phalangenreihe,

o.s Ossa sesamoidea.

$o.s_I$ Ossa sesamoidea an der Basis der ersten Phalangenreihe.
$o.s_{II}$ Ossa sesamoidea an der Basis der dritten Phalangenreihe.

Histologische Bezeichnungen.

gl.a Schicht der äußeren Grundlamellen,
gl.i Schicht der inneren Grundlamellen,
h.s an Haversschen Kanälen reiche Schicht,
pe Periost,
pch perichondraler Knochen,
ech enchondraler Knochen,
pr primordialer Markraum,
h.k hyaliner Knorpel,
kk verkalkter Knorpel.

Tafel VII.

Fig. 1. Skelett der rechten Hinterextremität eines erwachsenen *Dipus aegyptius* (natürliche Größe). An der Tibia ist der S. 237 beschriebene Haken sichtbar. Die Ossa sesamoidea sind fortgelassen. Die Zehen sind durch aufrecht stehende römische Zahlen bezeichnet.

Fig. 2. Skelett der rechten Hinterextremität eines neugeborenen *Dipus aegyptius* (Vergr. 3,5). Nach einem tunlichst rein skelettierten, in Kanadabalsam eingebetteten Präparat unter Zuhilfenahme von Quer- und Längsschnittserien gezeichnet. Tibia und Fibula sind

nur am distalsten Ende verschmolzen, der Mittelfuß weist drei voneinander vollständig getrennte Metatarsalia (met_{II}, met_{III} und met_{IV}) auf. Die Verknöcherung des Femur, der Tibia, der Fibula, der drei Metatarsalia und der drei Krallenphalangen sind durch dunkle Färbung gekennzeichnet.

Fig. 3. Distales Ende des Unterschenkels (Vergr. 3). *mm* Malleolus medialis, *ml* Malleolus lateralis, oberhalb derselben der Knochenhaken *h*, welcher sich über die Furche für die Sehne des Musculus extensor digitorum longus biegt.

Fig. 4. Fußskelett des erwachsenen *Dipus aegyptius* von oben (Vergr. 2). Auf dem Metatarsus sind die leichten Längsfurchen sichtbar, welche auf die Entstehung aus den drei getrennten Knochen hindeuten. Die Zehen sind mit aufrecht stehenden Ziffern bezeichnet.

Fig. 5. Fußskelett des erwachsenen *Dipus aegyptius* von unten (Vergr. 2). Auf dem Metatarsus ist die bei manchen Exemplaren vorhandene leichte Längsfurche sichtbar. Die Sesamoidea an der Basis der Krallenphalangen sind fortgelassen. Aus der gegenseitigen Anordnung der Phalangen ist ersichtlich, daß deren Krallenglieder sich aneinander legen, gleichsam einen einheitlichen Huf bilden müssen, wenn die durch die tiefen Furchen auf der ersten Reihe der Sesamoidbeine laufenden Sehnen des Musculus flexor digitorum longus die Zehen plantarwärts ziehen. Gleichzeitig leuchtet ein, daß die seitlichen Sesamoidea bei der beschriebenen Bewegung sich nähern und dem mittleren ein Widerlager bieten müssen.

Fig. 6. Rechter Tarsus des erwachsenen *Dipus aegyptius* von innen (Vergr. 3).

Fig. 7. Derselbe von außen.

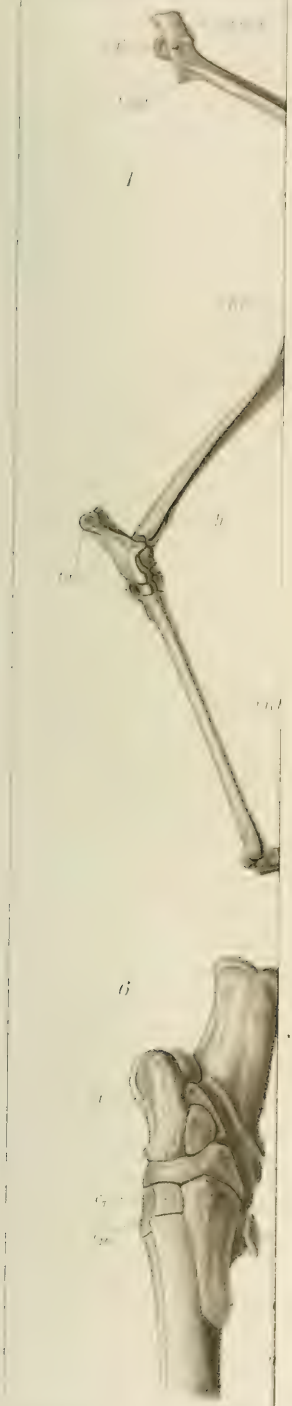
Fig. 8. Distales Ende des Metatarsus (Vergr. 3). Man sieht die Cristen (*cr*) unten an den Gelenkköpfen, sowie bei denjenigen für Zehe II und IV die Gelenkknorren (*gk*) und die Gelenkrinnen (*gr*), welche die Bewegung der Ossa sesamoidea bestimmen.

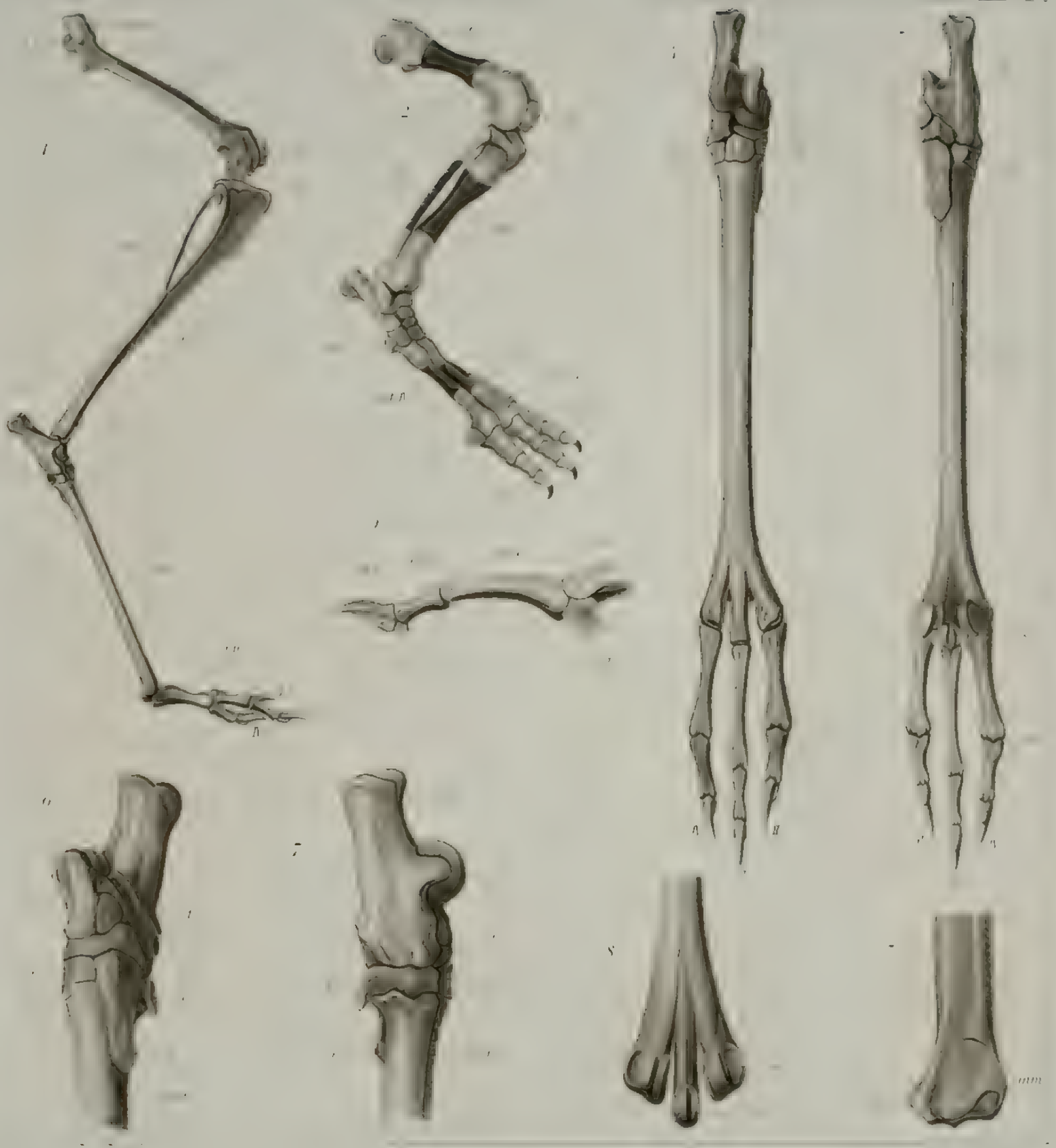
Fig. 9. Zehe II des erwachsenen *Dipus aegyptius* von innen (Vergr. 2).

Tafel VIII.

Fig. 10—14. Querschliffe durch Tibia und Metatarsus des erwachsenen *Dipus aegyptius*, und zwar Fig. 10 durch die gesamte Tibia (Vergr. 22), Fig. 11 durch die Tibia da, wo sich die Fibula abzuschnüren beginnt (Vergr. 50), Fig. 12 durch den Metatarsus (Vergr. 22), Fig. 13 durch das distale Ende des Metatarsus (Vergr. 22), Fig. 14 durch einen Teil des Metatarsalrohres (Vergr. 75). Aus diesen Figuren ist ersichtlich, wie sich Tibia und Metatarsus histologisch unterscheiden (bei der Tibia drei Schichten, *gl.a*, *gl.i* und *hs*; beim Metatarsus nur zwei Schichten, *hs* und *gl.i*). Bei Fig. 12 sieht man die leichten Längslamellen quergeschnitten, welche auf die ursprüngliche Anlage hindeuten (*l*), und bei Fig. 13 ist das Lumen in drei getrennte Höhlen zerteilt.

Fig. 15. Querschnitt durch die juvenile Tibia und Fibula (Vergr. 50). Die Fibula ist hohl, in dem primordialen Markraum der Tibia ist noch etwas verkalkter Knorpel vorhanden.





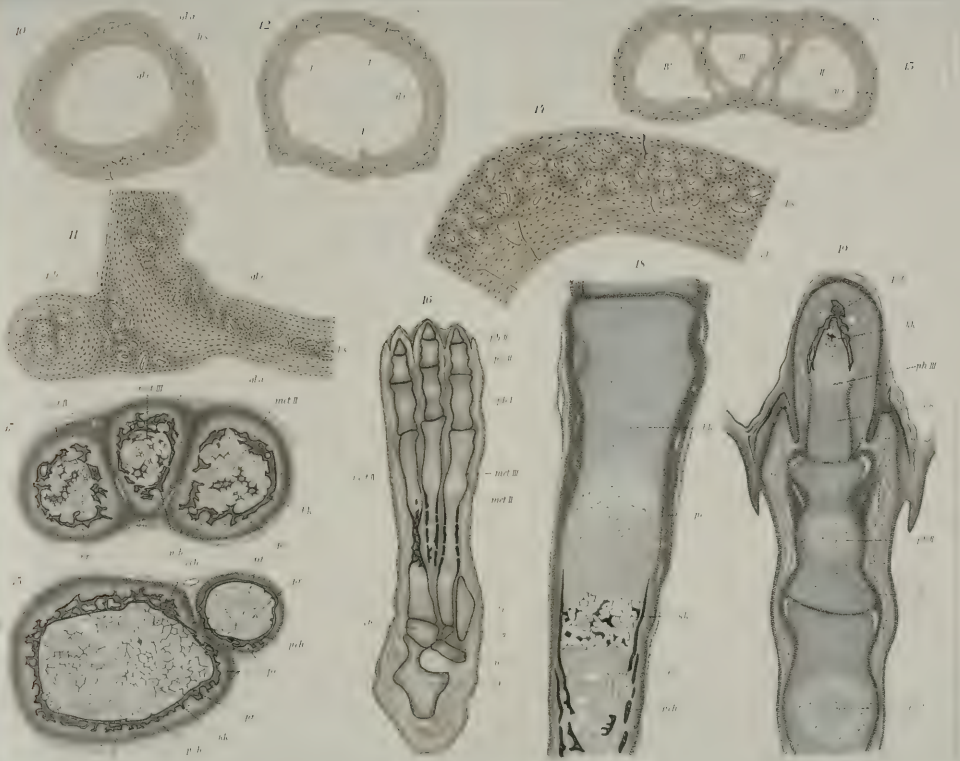

10
12
13
14
11
16
18
19
met III
met II
ph III

Fig. 16. Längsschnitt durch den juvenilen Fuß (Vergr. 11). Die drei Metatarsalia weisen perichondrale Knochenhülsen auf, und zwar sind dieselben, da der Schnitt etwas schräg geführt ist, so getroffen worden, daß man beim Metatarsus II den gesamten primordialen Markraum sieht, während man beim Metatarsus IV die Oberfläche der Knochenhülse erblickt. Über und unter der Verknöcherung ist der Knorpel deutlich gequollen, während das distale und das proximale Ende der Metatarsalien wie die gesamten Tarsalien aus rein hyalinem Knorpel besteht. In den Phalangenreihen I und II ist noch keinerlei Verknöcherung vorhanden, wohl aber ist der Knorpel im mittleren Teile bereits blasig aufgetrieben. Die Verknöcherung der Krallenglieder ist nicht sichtbar, da die perichondralen Knochentüten sich nach unten biegen und infolgedessen nicht vom Schnitt getroffen wurden.

Fig. 17. Querschnitt durch den juvenilen Mittelfuß (Vergr. 50). Die drei getrennten Metatarsalia besitzen je ein Periost, eine perichondrale Knochenhülse, einen primordialen Markraum mit Resten von verkalktem Knorpel.

Fig. 18. Längsschnitt durch das distale Ende des juvenilen Metatarsus II (Vergr. 50). Der hyaline Knorpel *hk* quillt nach unten allmählich auf und wird zu verkalktem Knorpel *kk*, welcher der Resorption unterliegt, so daß auf der Figur ganz unten der primordiale Markraum innerhalb des perichondralen Knochens sichtbar ist.

Fig. 19. Längsschnitt durch eine juvenile Zehe (Vergr. 50). In der blasigen Auftreibung der Phalanx I und II sind die ersten Anfänge der beginnenden Verkalkung des Knorpels erkennbar. Phalanx III besitzt am distalen Ende eine perichondrale Knochentüte, innerhalb deren verkalkter Knorpel sichtbar ist, welcher proximalwärts ganz allmählich in rein hyalinen Knorpel übergeht.

Beiträge zur Kenntnis des feineren Baues des Zentralnervensystems der Ungulaten.

Von

Prof. Hermann Dexler.

(*Aus dem tierärztlichen Institut der k. k. deutschen Universität in Prag.*)

Mit 46 Figuren im Text.

Unter den prinzipiellen Schwierigkeiten, die sich der Durchführung jener Art experimenteller Untersuchungen entgegensetzen, welche mit dem Baue und den Funktionen des Zentralnervensystems der Huftiere beschäftigen, ist unter anderm auch unsre zu geringe Kenntnis des normalen Zustandes zu nennen. Aber nicht nur dem Physiologen und dem Experimentalpathologen, sondern auch jenen Beobachtern, die einschlägige Gebiete der komparativen Pathologie bearbeiten, macht sich häufig genug dieser Mangel störend bemerkbar. Da wir nicht über ähnliche Spezialuntersuchungen verfügen, wie über das Gehirn des Frosches, des Kaninchens und des Hundes, so sind wir entweder gezwungen, ad hoc zeitraubende Vorarbeiten anzustellen, oder zu Analogieschlüssen zu greifen, die immer den Verdacht der Ungenauigkeit an sich haben.

Es ist ja richtig, daß in vielen Hauptpunkten eine Übertragung der morphologischen Verhältnisse des menschlichen Gehirns auf diejenigen der höheren Säuger und von diesen auf die Ungulaten gestattet sein müsse. Zahlreich sind aber auch hiervon abweichende Befunde und je weiter sich unsre Umschau über den feineren Bau der Nervenorgane der verschiedenen Tierordnungen erstreckt, um so vorsichtiger wird man mit solchen Vergleichen zu Werke gehen. Ich erinnere nur an die Aufklärungen, welche wir in den letzten

Jahren über die zentralen motorischen Bahnen bei den Säugetieren, über die Morphologie ihrer Hirnrinde und über jene Variationen im Bauplane der Gehirne erhalten haben, die auf die Prävalenz des einen oder des andern Sinnesnerven zurückzuführen sind. Ein weiterer Ausbau unsrer diesbezüglichen Kenntnisse scheint daher gewiß geboten.

Das Gehirn der Ungulaten ist bisher hinsichtlich seiner feineren Anatomie sehr wenig bearbeitet worden. Der elementare Bau ist nur bruchstückweise, meistens gelegentlich andrer Fragen studiert, und die ihn betreffenden Mitteilungen in die verschiedensten Zeitschriften verteilt worden, so daß es sehr schwierig ist, ein zusammenhängendes Bild zu gewinnen. Die meisten Arbeiten befassen sich mit den gröberen anatomischen Verhältnissen, mit der Konfiguration der Rinde des Groß- und Kleinhirns; neuestens ist uns auch von Schellenberg eine Darstellung des Großhirnmarkes gegeben worden. Hingegen fehlen Arbeiten über die feinere Anatomie des Hirnstammes beinahe gänzlich.

Ich habe es mir zur Aufgabe gemacht, meine sich über eine Reihe von Jahren erstreckenden einschlägigen Untersuchungen unter möglichst weitgehender Bezugnahme auf die in der Literatur bereits niedergelegten Ergebnisse zu einem Ganzen zusammenzutragen, um so eine Handhabe oder Grundlage für jene Ergänzungen zu gewinnen, die sich in Zukunft aus der embryologischen, experimentell physiologischen und der vergleichend anatomischen Methodik ergeben werden.

Meine Untersuchungsresultate sind aus dem Studium teils kontinuierlicher teils unterbrochener Schnittserien gewonnen worden, die in frontaler, horizontaler und sagittaler Richtung geführt und nach Weigert-Pal gefärbt wurden. Zur Feststellung der Ausdehnung der Nervenkerne haben einige kontinuierliche Schnittserien gedient, die nach Nissl behandelt wurden. Endlich standen mir einige Beobachtungen zur Verfügung, in denen ich die auf natürlichem, sowie auf künstlichem Wege veranlaßten sekundären Degenerationen benutzte. Ihre Zahl ist allerdings eine geringe. In Durchschneidungsversuchen ist der Wert der Huftiere gewöhnlich ein zu hoher. Lokale, chronische Erkrankungsprozesse im Gehirn und Rückenmark kommen zwar vor; solitäre Tuberkel, Parasiten und Tumoren werden aber selten aufgedeckt. Auch pflegt man trotz zahlreicher, von mir wie von andern gegebenen Anregungen solche Vorkommnisse beinahe niemals zum Studium der Degenerationen zu verwenden, sondern

sich mit der Darstellung der primären Schädigung zu begnügen. Damit begibt man sich eines Hilfsmittels, das in der Anatomie des menschlichen Gehirns zu den wichtigsten Konstatierungen die Wege gebahnt hat und andauernd zu neuen Resultaten führt.

Meinen Darstellungen werden die makroskopischen Verhältnisse vorausgeschickt, aber nur kursorisch, soweit sie zum Verständnis des inneren Baues beitragen. Eine genauere Beschreibung erfahren nur jene Organe, über deren Oberflächengestaltung keine einheitliche Auffassung existiert oder die meines Erachtens nicht so genau untersucht worden sind, als wir dies allgemein anzunehmen berechtigt wären. Fast alle Abbildungen sind von mir nach Photographien von in Wasser suspendierten Organen angefertigt. Je nach dem Zwecke wurden gehärtete oder frische Gehirne verarbeitet. Zur Erhaltung der Oberflächengestaltung habe ich stets eine Härtung der Gehirne im Schädel durch Formolinjektionen und sukzessives Ausbrechen der Schädelwand vorgenommen. Die Gefriermethode habe ich angesichts der von CRISTMASS gezeigten Fehler dieses Verfahrens nicht in Verwendung gezogen.

Als Leittier dient das Pferd. Über sein Gehirn besitzen wir verhältnismäßig mehr Untersuchungen als über dasjenige des Schweines, Schafes und Rindes; auch bin ich von ihm bei der seinerzeitigen Anlage meiner Sammlung ausgegangen.

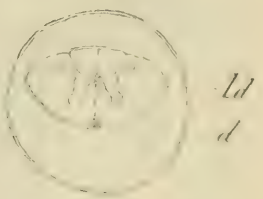
Fig. 1.

Querschnittkonfiguration des Halsmarks eines erwachsenen Pferdes. Nat. Gr. *I* erstes Cervicalsegment; *II* drittes Cervicalsegment; *III* achtes Rückenmarkssegment.

Rhombencephalon. Beim Pferde geht das in der Intumescentia cervicalis flachrunde Rückenmark im oberen Halsteile in einen Strang von halbcylindrischem Querschnitt über. Seine Dorsalseite ist namentlich im Bereiche des II. und I. Cervicalsegments nur ganz wenig gewölbt oder selbst eben; bloß die Keilstränge treten deutlicher hervor. Ventral ist die Begrenzungsfläche drehrund und in der Mitte von der Fissura mediana ventralis durchzogen. In der Höhe des Hinterhauptloches wird der Markstrang ganz flach und geht etwa 1,5 cm weiter oral, also schon im Bereiche der Schädelhöhle in die sich schaufelförmig verbreiternde Medulla oblongata über; dabei wäre vorausgesetzt, daß wir ihren

Anfang an das äußerlich noch sichtbare caudale Ende der Pyramidenkreuzung verlegen würden. An dieser Stelle ist das Rückenmark, ohne Knochenzerstörungen notwendig zu machen, von außen leicht zu erreichen. Dorsal findet sich zwischen dem oberen Rande des Hinterhauptloches und dem Arcus posterior des Atlas eine viereckige, nur von der Membrana atlanto-occipitalis dorsalis verschlossene Öffnung, die bei stärkster Flexion des Kopfgelenkes etwa 3,5 cm breit und 3 cm lang ist; durch sie kann man in beiläufig 2 cm Tiefe die Austrittsstelle der sensiblen Wurzeln des I. Cervicalsegments erreichen, nachdem man den hier sehr weiten Duralsack eröffnet hat; bis zum Calamus scriptorius hat man jedoch noch 2,5 cm weiter proximal vorzudringen. Ventral besteht zwischen dem aboralen Rande des Hinterhauptloches und dem Arcus anterior des Atlas ein, bei stärkster Extension 4,5 cm langes und 4 cm breites, durch die Membrana atlanto-occipitalis ventralis verdecktes Loch, durch das man in etwa 3 cm Tiefe das ventro-orale Ende des ersten Cervicalsegments erreicht. Bis zum caudalen Ende der Pyramidenkreuzung hat man von hier noch 1,5 cm weit schädelwärts vorzudringen; auch treten die obersten motorischen Wurzeln des ersten Cervicalsegments im Bereiche dieser Öffnung aus.

Fig. 2.

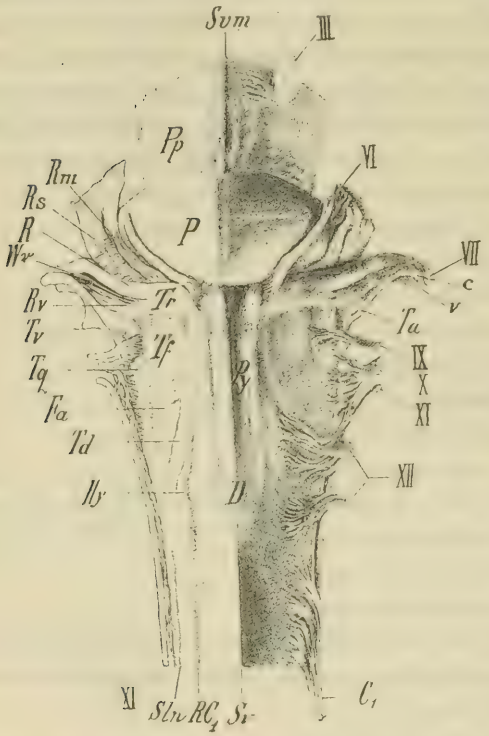


Querschnitt durch das oberste Halsmark samt Duralsack nach Formolhärtung in cadavere. Nat. Gr. *ld* Lig. longitudinalis; *d* Dura mater spinalis.

Die Medulla oblongata des Pferdes ist im Gegensatz zu derjenigen des Menschen flach und breit. Ihr Caudalende ist ventral von einer starken, langgestellten, deltoidförmig gestalteten Arachnoidalfalte bedeckt, die nach vorn in ziemlich stumpfem Winkel in die Fissura mediana ventr. verläuft, seitlich sich als breite Verstärkung des ersten Zahnes des Ligamentum denticulatum an der duralen Perforationsstelle des zwölften Gehirnnerven bis zu der des elften an die harte Rückenmarkshaut ansetzt und, caudal spitz zulaufend, in der Höhe des zweiten Zahnes des Ligamentum denticulatum in das Septum der Fissura mediana ventralis übergeht. Es bildet diese Falte eine beträchtliche Verstärkung des Aufhängeapparates der Oblongata, ein Ligamentum suspensorium, das es schürzenartig von ventral her umfaßt und gegen ein zu weites Herausziehen aus dem Schädelinnern schützt. Seine Anlegungsstelle an den Markstrang, welche sehr innig mit der Pia mater verbunden ist,

markiert sich als eine ventrale Abflachung des ersteren. Oral von ihm stößt man auf das caudale Ende der Pyramiden. Das wirkliche caudale Ende der Oblongata hingegen müssen wir noch beinahe 1 cm weiter nach rückwärts in jene Frontalebene verlegen, wo sich die Querschnittsform des Rückenmarkes bereits wesentlich ändert und die Tubercula Rolandi sich zu differenzieren beginnen. Wenn wir diese Grenze, die also bereits nahe an den Austritt der oralsten Fasern der ersten motorischen Cervicalnervenwurzel heranreicht, festhalten, so hat die Medulla oblongata eine Länge von 5 cm. Ihre größte Breite erreicht sie am caudalen Ponsrande mit $4^1/_2$ cm; dort läuft die erwähnte Herz- oder Schaufelform in zwei laterale Zipfel aus, die von den Stämmen des siebenten und achten Nervenpaares gebildet werden. Die Ventralseite der Medulla oblongata hat ein sehr flaches Relief. In der Mitte verläuft die Fissura mediana anterior s. ventralis, die ihre tiefste Stelle am Caudalrande des Corpus trapezoideum erreicht, ohne jedoch dort ein eigentliches Foramen coecum zu bilden. Darüber hinaus in oraler Richtung weichen die Randgebilde der Längsfurche,

Fig. 3.



Medulla oblongata; Ventralfläche. Nat. Gr.

Svm Sulcus interpeduncularis; *Rm* Ramus mot. nervi trig.; *Rs* Ramus sensib. nervi trig.; *R* Austritt des Nerv. facialis; *Wr* Nervus Wrisbergii; *Rv* Radix vestibularis nervi acust.; *Tv* Tuberculum acusticum; *Tq* spinale Trigeminuswurzel; *Fa* Fibrae arcuatae externae; *Td* Tractus diagonalis; *Hy* Hypoglossuslinie; *Pp* Pes pedunculi; *P* Pons; *Tr* Corpus trapezoides; *Tf* Tuberculum faciale; *Py* Pyramide; *D* Decussatio pyram.; *XI* Nervus accessorius; *Sln* Sulcus margin. ventralis; RC_1 Wurzellinie der ventralen Wurzel des ersten Cervicalsegments; *Sv* Fissura med. ventralis; *III* Nerv. oculomotorius; *VI* Nerv. abducens; *VII* Nerv. facialis; *c* Nerv. cochlearis; *v* Nerv. vestibularis; *Ta* Tuberculum acustic.; *IX* Vaguswurzel; *X, XI* Vago-Glossopharyngeuswurzeln; *XII* Hypoglossuswurzeln; C_1 ventrale Wurzel des ersten Cervicalsegments.

die Pyramiden, auseinander, legen das Mittelstück des Corpus trapezoides frei, und die Fissur endet in einer breiten Delle am caudalen Ponsrande. Die in sanfter Wölbung nach dorsal und lateral aufsteigenden Ventralflächen jeder Seite tragen medial die Pyramiden als gut umschriebene, am caudalen Ponsrande hervorbrechende flachrunde Stränge, die nach 2 cm langem Verlaufe sich etwas verbreitern, flacher werden und sich allmählich zuspitzend, etwa 4 cm vom caudalen Ponsrande entfernt, in der Fissura mediana verlieren. Sie haben zusammen die Gestalt einer vom Pons nach rückwärts gerichteten Lancette, deren Spitze unter dem Ligamentum suspensorium verschwindet.

Außer diesem Medialstrang ist noch ein dem Ponsrande vorgelagerter Querstrang stärker ausgeprägt, der sich, wie oben erwähnt, seitlich in den siebenten und achten Hirnnerven scheinbar fortsetzt — Corpus trapezoides. — In dem Winkel der Pyramide und des Corpus trapezoides jeder Seite findet man des weiteren noch eine ganz flache, runde, durch seitliche Beleuchtung besser abgrenzbare Hervorwölbung; es ist das Gebiet des Facialiskernes, — Tuberculum faciale ventrale. Lateral von ihm trifft man eine, bei manchen Individuen ziemlich gut ausgebildete Hervorwölbung, die aus dem Corpus trapezoideum hervorkommt und caudal mit einer 0,5 cm langen Spitze wieder im Markkörper der Oblongata verschwindet; es ist der Außenkontur der spinalen Trigeminuswurzel, die hier auf einer kleinen Strecke frei zutage liegt.

An der gehärteten und von der Pia mater entblößten Ventralfläche kann man noch einige feinere Details erheben.

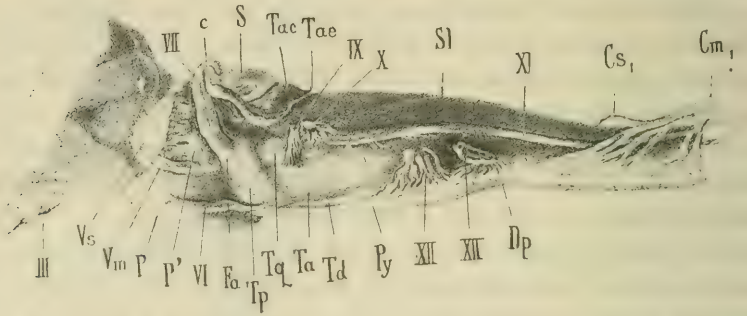
Ganz an ihrem Seitenrande kommt vom ersten Segment des Halsmarkes her, dorsal von der Austrittszone der motorischen Wurzelbündel des zehnten Hirnnerven und ventral vom Seitenrande, eine ziemlich deutliche Längsfurche, die, parallel zur Fissura mediana anterior laufend, in der Höhe der Pyramidenkreuzung verflacht und zwar dorsolateral von der Austrittsstelle des zwölften Gehirnnerven; es ist der Sulcus marginalis ventralis med. oblongatae. Ventral von ihm liegt dann der Sulcus lateralis ventralis, der die Wurzelaustrittszone des Nervus hypoglossus birgt und dann aufhört. Von seinem oralen Ende bis zum Austritte des sechsten Gehirnnerven können wir einen ganz flachen Streifen verfolgen, der in diagonaler Richtung über die Ventralfläche der Medulla oblongata zieht und zwischen medialer Grenze des Tuberculum faciale externum und dem Lateralrande der Pyramide mit einer Spitze unter

das Corpus trapezoides tritt; wir bezeichnen ihn rein deskriptiv als Tractus diagonalis medullae oblongatae.

In dem dreieckigen Felde, das der Tractus diagonalis mit der gleichseitigen Pyramide einschließt, liegt lateral die Hypoglossuslinie und medial von ihr häufig noch eine ganz flache Emporwölbung von ganz geringer Ausdehnung.

Die Seitenfläche der Medulla oblongata ist zum größten Teile von den Wurzeln des X., IX. und XI. Hirnnervenpaares verdeckt. Reißt man diese ab, so bemerkt man namentlich an Chrompräparaten

Fig. 4.



Seitenansicht der Medulla oblongata eines erwachsenen Pferdes. Härtung im Schädel. Nat. Gr.

VII Nervus facialis; *c* Nervus cochlearis; *S* Schnittfläche der Kleinhirnschenkel; *Tac* Tuberculum acusticum; *Tae* Taenia ventriculi quarti; *IX* Nerv. vagus; *X* Glossopharyngeuswurzeln; *Sl* Sulcus lateralis dors. int.; *XI* Nervus accessorius; Cs_1 sensible, Cm_1 motorische Wurzel des ersten Cervicalsegments; *III* Nervus oculomotorius; *Vs* sensibler, *Vm* motorischer Trigeminus; *P, P'* Pons; *VI* Nervus abducens; *Fa* Facialisaustritt; *Tp* Corpus trapezoides; *Tq* spinale Trigeminuswurzel; *Ta* Tuberculum faciale ventr.; *Td* Tractus diagonalis; *Py* Pyramis; *XII* Hypoglossuswurzel; *Dp* Pyramidenkreuzung.

deutlich eine ganz feine Furchung oder Fältelung, die von ventromedial über die drehrunde Seitenfläche schief nach dorsal und oral zieht und makroskopisch über dem Sulcus lateralis dorsalis internus nicht mehr zu sehen ist. Diese feine Riffung wird durch die Fibrae arcuatae externae hervorgerufen. Sie ist im Vergleich zur menschlichen Medulla nur ganz schwach entwickelt.

Der von caudal an der Seitenfläche der Oblongata heraufsteigende Sulcus lateralis dorsalis internus endet ziemlich inkonstant; gewöhnlich ist er in der Höhe des Tuberculum acusticum nicht mehr zu sehen; in andern Fällen geht er in jene seichte Furche über, die jenes Stück der spinalen Trigeminuswurzel dorsal abgrenzt, das wir früher erwähnt haben.

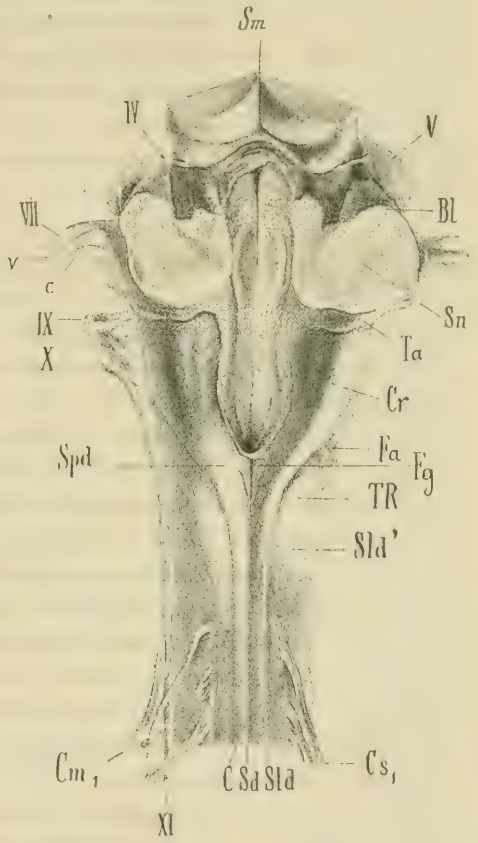
Die Dorsalfläche der Medulla oblongata wird caudal durch

den Sulcus medianus dorsalis in zwei Hälften geteilt. Vorn endet dieser an der Rautengrube an einer quergestellten, kleinen Markleiste, die in die Tela chorioidea posterior übergeht.

Das Oberflächenbild caudal vom Calamus scriptorius ist gegenüber demjenigen der menschlichen Medulla oblongata dadurch völlig verändert, daß die zarten Stränge von den Keilsträngen in die Tiefe des Sulcus longitudinalis dorsalis gedrängt und überlagert werden. Die Ränder dieser Furche werden also hier auf eine kurze Strecke von den sich berührenden Keilsträngen gebildet; außerdem wird die gelatinöse Kappe der grauen Hintersäule ungemein breit und schwillt in der Gegend des Strickkörperanfanges zu einem wohlausgebildeten Knoten, dem Tuberculum Rolandi, an; die Kerne der Hinterstränge hingegen bleiben klein, die der zarten Stränge von außen oft kaum abgrenzbar; es fehlt eine Clava als außen vortretende Erhebung in den allermeisten Fällen.

Die Umformung beginnt bereits im Halsmarke in der Höhe des zweiten Cervicalsegments.

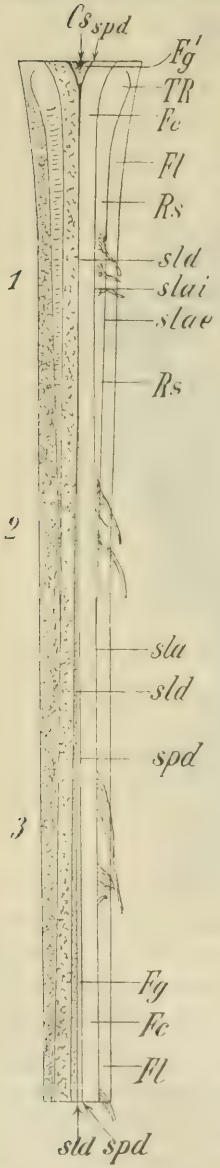
Fig. 5.



Dorsalansicht der Medulla oblongata eines erwachsenen Pferdes. Nat. Gr.

Sm Sulcus medianus lamin. quadrig.; *IV* Nerv. trochlearis; *VII* Nerv. facialis; *v* Nerv. vestibularis; *c* Nerv. cochlearis; *IX* Nerv. vagus; *X* Nerv. glossopharyngeus; *Spd* Sulc. paramed. dorsalis; Cm_1 ventrale Wurzel des ersten Cervicalsegments; *XI* Nerv. accessorius; *C* Fasciculus cuneatus; *Sd* Fissura median. dorsalis; *Sld* Sulcus lateralis dorsalis internus; *Sld'* Sulcus later. dorsalis ext.; *V* Nerv. trigeminus; *Bl* Brückenarm des Kleinhirns; *Sn* Schnittfläche der Kleinhirnschenkel; *Ta* Tuberc. acusticum; *Cr* Corpus restiforme; *Fa* Fibrae arcuatae externae; *Fg* orales Ende des Fasc. gracilis; *TR* Tuberculum Rolandi; Cs_1 dorsale Wurzel des ersten Cervicalsegments.

Fig. 6.



Bis zu dieser Stelle finden wir wie beim Menschen die Hinter- und Seitenstränge durch den ziemlich tiefen Sulcus dorsalis lateralis geschieden. In ihn senken sich die sensiblen Wurzeln ein. Die zarten Stränge sind an der Markoberfläche noch als ganz schmale Leiste sichtbar, so daß wir hier noch einen Sulcus long. medianus dorsalis und daneben einen Sulcus paramedianus dorsalis unterscheiden können. Unmittelbar oberhalb des zweiten Cervicalsegments oder noch im Bereiche desselben verlieren sich die zarten Stränge ganz in die Tiefe und werden von den sich an Chrompräparaten breit vorwölbenden Burdach-schen oder Keilsträngen überdeckt, so daß der Sulcus medianus dorsalis und der Sulcus paramedianus in eine tiefe Furche zusammenfließen. Wir haben deshalb hier von einer Fissura mediana dorsalis zu sprechen. Zugleich aber beginnt hier der Sulcus dorsalis lateralis durch Einschiebung eines schmalen Keiles von flacher Oberfläche in zwei Furchen zu zerfallen, so daß man im ersten Cervicalsegment und dem Caudalteile der Medulla oblongata von einem Sulc. dors. lat. internus und externus zu reden hätte. Der Keil entspricht der Oberfläche der großen und beim Pferde breiten spinalen Trigeminuswurzel; er endet scheinbar vor der Rautengrube in dem früher erwähnten, längsgestellten, meist 1 cm langen Buckel, der stets wohl ausgebildet ist, in dem Tuberculum Rolando. Seine mediale Randfurche, der Sulcus dorsalis

Dorsalfläche des Rückenmarks des Pferdes am Übergange in die Medulla oblongata. ½ der nat. Gr.

Cs Calamus scriptorius; *Fg* oralstes Stück des Funiculus gracilis; *TR* Tuberculum Rolando; *Fc* Funiculus cuneatus; *Fl* Funiculus lateralis; *Rs* spinale Trigeminuswurzel; *spd* Sulcus paramedianus dorsalis; *sld* Sulc. medianus dorsalis; *slai* Sulc. lateralis dorsalis internus; *slae* Sulc. lateralis dorsalis externus; *sla* Sulc. lateralis dorsalis; *Fg* Funiculus gracilis; *1—3* die obersten drei Halssegmente des Rückenmarks.

lateralis internus scheidet ihn gegen den Strickkörper und wendet sich im schlanken Bogen nach der Seitenfläche der Oblongata, wo er am Austritte des achten Hirnnerven verschwindet. Die laterale Begrenzung, der Sulcus dorsalis lateralis externus, hört außen und vor dem Tuberculum Rolando auf; er wird durch die hier auftauchenden Fibrae arcuatae externae ausgefüllt.

Ihrer Lage entsprechend, steht diese Markzunge mit der Ausbildung der Substantia gelatinosa Rolando in engster Beziehung. Im zweiten Cervicalsegment überdeckt die gelatinöse Substanz, wie Querschnitte zeigen, den Kopf des Hinterhornes als schmale Kappe. Oralwärts nimmt sie rasch an Breitenausdehnung zu, bis sie zu der Ganglienanhäufung wird, die unter dem Markfaserbezuge des Tub. Rolando verborgen ist.

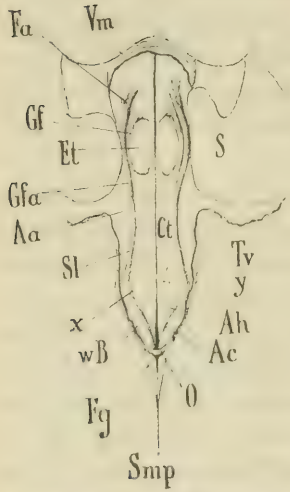
Während im ganzen Rückenmarke der Sulcus dorsalis lateralis die Eintrittsfurche für die hinteren Wurzeln darstellt, sehen wir die dorsalen Wurzelbündel des ersten Cervicalsegments über die ganze Breite der spinalen Trigeminuswurzel den Markstrang perforieren.

Zwischen dem Endstück des Sulc. lat. dors. internus und der Rautengrube liegt ein sich nach vorn verbreitender Wulst, das Corpus restiforme, das aus der Fortsetzung der seitlich ausbiegenden Hinterstränge hervorzugehen scheint. Es trägt bis zu seinem Eintritte ins Kleinhirn gewöhnlich zwei Erhabenheiten: 1) Caudal eine längsgestellte und meist undeutlich ausgebildete, kaum 1 cm lange, nach vorn und innen vom Tub. Rolando; sie fehlt, wie erwähnt, zuweilen ganz = das Tuberculum cuneatum. 2) Proximal eine quergestellte, besser umschriebene, die unmittelbar dem Corpus restiforme aufliegt und ventral wie lateral einen zugeschärften Rand, die Fortsetzung der Taenia ventriculi quarti, trägt. Es ist das Tuberculum acusticum, das medial allmählich in den Boden der Rautengrube übergeht. Bei manchen Individuen ist es so nach oral verschoben, daß es in die Fasermasse des Corpus restiforme gleichsam versenkt, also außen nicht sichtbar ist. Seine Lage erkennt man in solchen Fällen nur an der Einstrahlungsstelle des Nervus cochlearis.

Kaum 1 cm caudal vom Calamus scriptorius zweigt von der Fissura mediana dorsalis jederseits noch eine kurze Furche ab, die sich gegen den Rand der Rautengrube verliert und mit der gegenseitigen das oralste Hinterstranggebiet in Form eines spitzen Zwickels umschließt. Der Zwickel wird von den durch das Auseinandertreten der Funiculi cuneati wieder an die Oberfläche kom-

menden Funiculi graciles, beziehungsweise deren Kernen dargestellt. Er entspricht also den Clavae hom. und seine seitlichen Begrenzungsfurchen sinngemäß dem Sulcus paramedianus dorsalis hominis und drängt den Sulcus limitans sin. rhomboidalis gegen die Mitte etwas vor.

Fig. 7.



Schema der Rautengrube des Pferdes. $^9/_{10}$ der nat. Gr.

Vm Velum med. a.; *Gf* Genu facialis; *Et* Eminentia teres; *Gfa* Stelle, wo das Mittelstück des Facialis aus dem Boden der Rautengrube emporsteigt; *Aa* Area acustica; *Sl* Sulcus limitans; *x* kaum wahrnehmbare Rinne, die von dem weißen Bündel *wB* zum Innenrande des Sulcus limit. führt; *O* Obex; *Ac* Area cinerea; *Ct* Columna teres; *y* orale Grenzfurche der Area hypoglossi; *Tv* Taenia ventr. quarti; *S* Schnittfläche der Kleinhirnstiele; *Fa* Fovea anterior; *Smp* Fissura med. dorsalis; *Fg* Kerngebiet des Fasciculus gracilis.

Das Relief der Rautengrube ist an frischen Präparaten kaum vollständig abzulesen. Die verschiedenen Hervorwölbungen und Furchen sind nieder und seicht und werden durch das Eigengewicht des Organs leicht so verzerrt und abgeflacht, daß man ihre Umgrenzung nicht gut durchführen kann. Auch die übliche Quellung der Formolpräparate ist hinderlich. Am besten eignen sich für diesen Zweck alte Chrompräparate, die in Alkohol nachgehärtet wurden.

Die Rautengrube ist in ihrer Mitte von dem Sulcus medianus sinus rhomboidalis der Länge nach durchzogen. Seitlich von der Einmündung des Zentralkanals des Rückenmarkes beginnt jederseits eine anfänglich seichte, proximal und innen vom Tuberculum acusticum aber tiefe Furche, der Sulcus limitans sinus rhomboidalis, der sich gegen den Ansatz des hinteren Marksegels allmählich verliert. Seine proximale Vertiefung ist der Fovea anterior hom. homolog. An ihrer tiefsten Stelle erblickt man durch die oberflächlichen Markschichten durchschimmernde, größere, venöse Gefäße. Jede Hälfte der Rautengrube wird dadurch in zwei Längsstreifen zerlegt, von denen der mediale bis zur Mitte, der laterale bis an den Rand, d. i. zur Taenia ventriculi quarti bzw. bis zum Ansatze des Velum medullare anterius an die Bindearme reicht. Während im lateralen Streifen das orale und caudale Drittel glatt und ohne besondere Merkmale sind, wird das mittlere Drittel gerade an dem Übertritts-

winkel des Corpus restiforme ins Kleinhirn durch eine axial gestellte, 1,5 cm lange Erhabenheit emporgedrängt. Sie liegt am Abhange der Rautengrube teils intra- teils extraventriculär und setzt sich lateral in das Tuberculum acusticum fort. Sie besteht vorwiegend aus dem dreieckigen Acusticuskerne und der spinalen Acusticuswurzel und ist daher als eine der äußeren Gestalt nach allerdings etwas veränderte Area acustica aufzufassen.

Der mediale Streifen ist teilweise mit der Columna teres von Ziehen homolog und enthält caudal eine ganz flache, oft mit bloßem Auge kaum differenzierbare oder nur bei seitlicher Beleuchtung zu umgrenzende Emporwölbung von 1,5 cm Länge. Als Teil des Kerngebiets vom zwölften und zehnten Gehirnnerven wäre sie als Area Hypoglossi bzw. A. Vago-glossopharyngei zu benennen. Seitlich von ihr, unmittelbar an dem Medialabhange des Corp. restiforme, ist die Ala cinerea, die von ihr durch eine Spur des Sulc. limitans wie auch durch ein äußerst zartes, weißes Diagonalbündel abgegrenzt erscheint. An ihrer caudo-lateralen Grenze differenziert sich zuweilen eine bräulich pigmentierte, streifenförmige Area postrema, die lateral in den Ponticulus übergeht. Proximal setzt sich die Area Hypoglossi mit einer seichten Furche gegen die Col. teres ab. Letztere läuft von da als ein von kleineren Quergefäßen durchsetzter Streifen ganz glatt nach oral bis in die Höhe des Tuberculum acusticum. Jenseits dieses Bereiches fällt sie, sich mit der gegenseitigen zu einer seichten, kahnförmigen Grube vereinend, ziemlich steil gegen die Mitte ab und steigt dann oral nach dem Aquaeductus cerebri im schlanken Bogen auf. An diesem Ende ist sie etwas cylindrisch gewölbt und läßt daher im Verein mit dem gegenüberliegenden das Oralende des Sulcus medianus etwas tiefer erscheinen. Der median abfallende Teil ist von einer Prominenz eingenommen, die lateral durch einen 1,5 mm dicken, gut hervorragenden weißen Strang umsäumt wird; das Bündel ist das Mittelstück des Facialis, das vorgenannte Tuberculum faciale dorsale, der etwas oral vom Tuberculum acusticum aus dem Ventrikelboden auftaucht und 1,5 cm weit nasal verfolgbar ist, ehe er wieder in ihm verschwindet. Die seiner Konkavität anliegende flache Hügelformation wird durch eine Ansammlung des zentralen Höhlengraues erzeugt und ist der Eminentia teres homolog. In seltenen Fällen kann man sie noch von einer weißen, äußerst zarten Querkante überlagert finden.

Das den vorderen Teil der Rautengrube überdeckende Velum medullare anterius steigt von der Vierhügelplatte zwischen den

Bindearmen herab und geht in den ventralen Saum der Lingula cerebelli über. Seine Dorsalfläche liegt der Konvexität des Lobulus centralis cerebelli innigst an, der die Membran gegen den Boden der Rautengrube vorbaucht. In dem ziemlich dünnen Marksegel ziehen zahlreiche Nervenfaserbündel in longitudinaler Richtung oder sie bewegen sich in schön geschwungenen Bögen gegen die Mittellinie, um auf die andre Seite zu gelangen. Die Kreuzungsstelle tritt als mehr oder minder deutliche Mittelrippe an der Ventralseite des Marksegels hervor.

Der mittlere Abschnitt der Rautengrube wird von jener Ependymschicht überragt, die den Markkern des Kleinhirns ventral überzieht; als Rest der embryonalen Vela medullaria posteriora ist sie als eigentliche Decke in genetischem Sinne aufzufassen. Das gleiche hat zu geschehen mit jenem Flimmerepithelbelage, der, den Caudalteil der vierten Kammer überspannend, an der Ventralseite der sich zwischen Kleinhirn und Medulla oblongata hineinlegenden Piafalte angewachsen ist. Dieses Gefäßblatt überdacht hier die Rautengrube als lockerer, mit der Spitze häufig nach links gerichteter kleiner Beutel, Recessus medianus, der durch die schiefstehende Uvula gegen die Rautengrube gedrückt und etwas seitlich verschoben wird. Bei vorsichtiger Präparation zeigt er sich niemals perforiert. In den Ventrikelraum eingegossene Flüssigkeiten wölben ihn bei genügendem Drucke kugelförmig vor, können aber nicht entweichen; ein Foramen Magendii existiert beim Pferde nicht.

Die Ventralseite der Tela chorioidea cerebelli ist in ihrem ganzen Umfange — also nicht bloß streifenweise wie beim Menschen — von dichtstehenden Gefäßzotten bedeckt. Die Plexus chorioidei cerebelli mediales sind also ebenso groß wie die Tela chorioidea selbst.

An der lateralen Verbreiterung der Rautengrube am Tuberculum acusticum schlägt sich die Tela nach außen um und bildet eine sackförmige Ausbuchtung, die knapp über dem genannten Nervenknoten durchlöchert ist — Apertura lateralis ventriculi quarti oder Foramen Luschkae. — Diese Lücke verbindet als einzige Kommunikation die zentralen Höhlen des Gehirns mit den seitlichen Lymphzisternen resp. dem Subarachnoidalraum des Schädels. Caudal von ihr zieht das seitliche Adergeflecht, Plexus chorioideus cerebelli lateralis, nach rückwärts bis unter den Lobulus semilunaris inferior cerebelli. Er steht dort etwa 5 mm vom Strickkörper ab.

Die Ansatzlinie der Tela chorioidea nimmt ihren Ausgang caudal

unmittelbar über dem Calamus scriptorius; nach leichtem seitlichen Ausbiegen wendet sie sich an der Medialseite des Corpus restiforme nach vorn, zieht in halber Höhe zwischen dessen First und dem Sulcus medianus fossae rhomboidalis nach vorn, biegt knapp am Tuberculum acusticum lateralwärts aus und läuft dessen Caudalrande entlang nach außen, so den Rand der Rautengrube übersetzend. Von dort springt die Linie am Rande der Apertura lateralis nach dem Kleinhirn über, wo sie an der Unterseite der lateralen Hemisphärenportion nach innen zum Ansatze der Uvula und von da zum Nodulus zieht, an dessen Ventralkante sie auf die andre Seite übertritt. Reißt man die Tela chorioidea, die beim erwachsenen Pferde oft kleine Perlgeschwülste enthält, von ihrer Anheftung ab, so bleiben kleine, aus grauer Substanz bestehende Säume, die Reste der embryonalen Ventrikeldecke zurück. Ein stärkeres Markblättchen steht gewöhnlich quer über dem Calamus scriptorius; es ist der Obex; von ihm zieht distal am Rautengrubenrande eine feine Leiste als Taenia ventriculi quarti seu Ponticulus bis zum Tuberculum acusticum. Ihre Fortsetzung kann man zuweilen auch am Kleinhirn mit freiem Auge ablesen.

An der Ventral- und Lateralseite der Medulla oblongata liegen die Wurzeln des XII., X., IX., VIII., VII., VI. und teilweise auch des XI. Gehirnnerven. Der XII. tritt mit zahlreichen Wurzeln aus der früher erwähnten, über 2 cm langen Hypoglossuslinie aus. An der Seitenfläche erscheinen dann die Wurzeln des X., IX. und des XI. n einer dichten Reihe von Bündeln, deren caudalste sich dem vom Rückenmark kommenden Stamme des Nerv. accessorius anlegen. Sie bilden eine so gleichmäßige Aufeinanderfolge von Wurzeln, daß ohne Präparation von der Peripherie her ihre Zugehörigkeit zu den einzelnen Nerven nicht entschieden werden kann. Eine Ausnahme hiervon machen nur die oralsten Wurzelbündel dadurch, daß sie sehr oft viel weiter ventral, scheinbar aus dem Tuberculum faciale externum hervorkommen. Sie dürfen ausschließlich dem Vagus zugerechnet werden. Der Nervus abducens taucht aus dem Corpus trapezoides an der lateralen Pyramidengrenze mit einer sagittal gestellten Wurzelreihe empor. Lateral von ihm tritt ebenfalls im Bereiche des Corpus trapezoides der Nervus facialis aus. Seine meist zu zwei dicken Bündeln vereinigten Wurzelfasern wenden sich sogleich nach dem Verlassen des Hirnstammes, knapp an ihn angepreßt, seitlich gegen den Stamm des achten Nervenpaares.

Der Nerv. acusticus besteht aus zwei so eng aneinanderliegenden Teilen, daß es einer genauen Präparation bedarf, um ihre gegenseitige Lage darzustellen. Am klarsten überblickt man die betreffenden Verhältnisse, wenn man den Subarachnoidalraum bei vertikal aufgehängter Wirbelsäule mit 5% Formol füllt, nach 24 Stunden den Schädel von der Basis her eröffnet und das Felsenbein durch leichte Meißelschläge über dem Meatus acusticus internus abträgt. Die Nervenstämme sind in schwach gehärtetem Zustande gespannt und man sieht folgendes (vgl. Fig. 3 und 4): Dorsal am Rande der Rautengrube liegt das Tuberculum acusticum; von ihm zieht ein weißer Strang — Nerv. cochlearis — in ventro-oraler Richtung nach dem Porus acusticus internus. Weiter ventral kommt dann aus dem Corpus trapezoideum der Nerv. facialis hervor und verschwindet gleichfalls in der genannten Öffnung, unmittelbar oral von dem vorigen liegend. Zwischen den Austrittsstellen des Nerv. facialis und der Eintrittsstelle des Nerv. cochlearis in die Medulla oblongata liegt dann ein dritter Nervenstamm, der Nervus vestibularis, der, etwas dorsal aufstrebend, in gerader Linie zum Porus zieht. In letzterem liegt der Stamm des Nervus facialis oral, der des Nervus cochlearis caudal und der des Nervus vestibularis genau über dem des Nervus cochlearis, also dorsal von ihm. Letzterer unterfährt gleichsam den Nervus vestibularis in einer Vierteldrehung. Beide Portionen des Nervus acusticus treten sonach beim Pferde nicht nebeneinander, sondern übereinander in den Hirnstamm ein, so daß wir nicht wie beim Menschen von einer medialen und lateralen, sondern von einer dorsalen und ventralen Wurzel sprechen können. Sie liegen aber an ihrer Einstrahlungsstelle in die Medulla oblongata auch nicht genau in einer Frontalebene; vielmehr treffen wir in der vom Rückenmark aufsteigenden Schnittfolge zuerst das Tuberculum acusticum, dann den Nervus cochlearis, hierauf das Corpus trapezoideum mit dem Stamm des Nervus vestibularis und mit ihm zugleich oder noch weiter oral denjenigen des Nervus facialis. Um daher die ohnehin so vieldeutige Nomenklatur der Acusticuswurzeln nicht noch mehr zu komplizieren, empfiehlt sich das strenge Festhalten an der Bezeichnung Radix vestibularis und Radix cochlearis nervi acustici um so mehr, als über die funktionelle Scheidung beider Organe wohl eine ziemlich einheitliche Auffassung herrscht. An ganz frischen Präparaten erscheint die Radix cochlearis drehrund und ganz weiß, die Radix vestibularis etwas grau und flach. An der Oralseite ihrer Einpflanzung in das verlängerte Mark eruiert man bei genauem Zusehen eine kaum millimeterdicke graue

Einlagerung, das Ganglion accessorium nervi acustici. Es ist jedoch so klein, daß es kaum Gegenstand einer makroskopischen Präparation sein kann; seine Ausdehnungsverhältnisse wird man erst an Serienschnitten gewahr.

Zwischen den beiden Wurzeln des Nervus acusticus und der des Nervus facialis brechen aus dem verlängerten Marke 4—5 feinste Faserbündelchen hervor, die sich im Bereiche des Porus acusticus internus einem der drei Nervenstämme anlegen und mit dem Nervus Wrisbergii identisch sind. Genaueres ist mit freiem Auge nicht zu eruieren.

Maße: Seitliche Höhe der Medulla oblongata zwischen dorsalem First des Corpus restiforme und dem tiefsten Punkte der Ventralfläche 2 cm; Dicke der Markmasse in der Mitte der Rautengrube gemessen 1 cm.

Abstand des Eingangs in den Zentralkanal vom Tuberculum acusticum 2,2 cm.

Länge der Rautengrube 4,5 cm.

Breite der Rautengrube 1 cm.

Distanz zwischen beiden Sulci limitantes sinus rhomb. 1 cm.

Breite des Corpus trapezoides 0,5 cm.

Breite der Pyramide 0,5 cm.

Länge des Tuberculum faciale ventrale 1,4 cm.

Länge des Tuberculum faciale dorsale 1,5 cm.

Länge des Tuberculum acusticum 0,4 cm.

Breite des Tuberculum acusticum 1,2 cm.

Breite des Corpus restiforme 1,4 cm.

Cerebellum. Das Kleinhirn des erwachsenen Pferdes ist von kugeliger Gestalt und liegt, von dem Caudalende der Großhirnhemisphären nur wenig überlagert, im hinteren Schädelraume. Eine direkte Berührung mit jenen findet nirgends statt, weil das knöcherne Tentorium cerebelli bis nahe über die Vierhügeloberfläche herabreicht. Im Tentorialausschnitt ist von vorn her nur der Dorsalteil des Lobus centralis des Wurmes zu erblicken.

Am lebenden Tiere ist das Organ schwer zugänglich. Basal schützen es die breiten Weichteilmassen der Parotisgegend und das mächtig entwickelte Schläfen- und Hinterhauptsbein; die Genickwand ist durch das starke Ligam. nuchae, die dicke Nackenmuskulatur und außerdem durch die, auch bei alten Individuen diploereiche Occipitalschuppe gedeckt; seitlich und dorsal ist es von der fast fingerdicken und blutreichen Schläfengräte und dem Hinterhaupts-

kamme hufeisenförmig umfaßt. Unterhalb dieses Kammes liegt die höchste Erhebung des Kleinhirnwurmes, von einer beinahe 3 cm dicken Knochenleiste überwölbt. In der Tiefe der Schläfengrätenbasis geht das Tentorium cerebelli ab — und diesem entlang, zum Teil in einer Halbrinne, zum Teil ganz in den Knochen versenkt, läuft der Sinus transversus. Knapp am Oralrande der Schläfengräte eingehend, kann man, im Falle sich keine Verlaufsvarianten des Querblutleiters vorfinden, schief ventro-medial vordringend, an die Seitenteile des Kleinhirns und auch der Medulla oblongata in der Gegend des Tuberculum acusticum herankommen.

Das Kleinhirn reitet als rundlicher Knollen, ziemlich stark caudal zurückgelehnt, auf dem Hirnstamme, mit dem es durch drei Paare von Kleinhirnarmen verbunden ist. Beim Pferde sind die Brückenarme, die Brachia cereb. lateralia, am stärksten; ihnen folgen die Strickkörper, Brachia cereb. caudalia. Am dünnsten sind die Bindearme — Brachia cereb. nasalia.

Über die Einteilung der Oberflächenkonfiguration des Kleinhirns herrscht eine sehr geteilte Auffassung, die in der Verschiedenheit, mit der eine Orientierung vorgeschlagen wurde, ihren Ausdruck findet. Die Gliederungen der Rindenoberfläche sind solange ziemlich leicht zu übersehen, als man sie vom rein deskriptiven Standpunkte auffaßt. Wirkliche Schwierigkeiten erwachsen erst bei dem Versuche einer allgemeinen Homologisierung, wenn diese kritisch gehandhabt wird. Es hat zwar Löwe sogar in einem so einfachen Kleinhirn, wie das des Kaninchens, die Lappen des menschlichen Kleinhirns wiederzufinden geglaubt. Seine Bemühungen haben aber im Verein mit andern Arbeiten den unmittelbaren Anstoß zu jenen Ausführungen gegeben, die die meisten Homologien leugnen. Auch damit ist über das Ziel hinausgeschossen, wenn nicht andre, vielleicht didaktische Gründe, ins Treffen zu führen sind, wie etwa bei Martin. Er sieht von einer Homologisierung ganz ab und nimmt jederseits drei Sagittalwindungen an — den Tabulationen Ziehens ähnlich —, die durch schlangenartig verlaufende Furchen voneinander getrennt sind. Es wäre dies das einfachste Oberflächenschema.

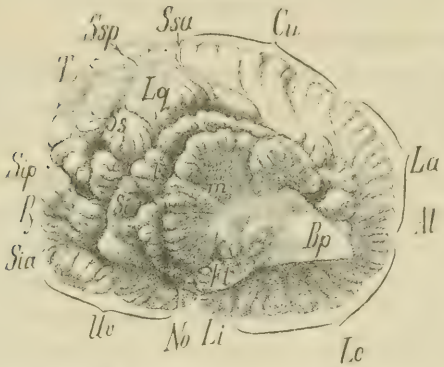
Ellenberger stellte, vom Raubtiere ausgehend, zahlreiche Vergleichungen auf, und Flatau-Jacobson behaupteten, mit derselben Methode, jedoch an einem viel größeren Material arbeitend, die Existenz einer Homologie des Kleinhirns im weitesten Umfange durch die ganze Säugetierreihe. Wie die Betrachtung mancher Abschnitte ergibt, ist damit entschieden zu weit gegangen, und Ziehen hat,

ebenfalls von phylogenetischer Basis ausgehend, diese Homologien zum Teil anerkannt, für eine Reihe von Organen aber neue Bezeichnungen aufzustellen sich bemüßigt gesehen, die einen doppelten Vorteil gewähren. Sie nehmen auf die äußere Gestalt mehr Rücksicht — ermöglichen also eine leichtere Orientierung — und schließen die wahrscheinlichen Homologien ein, ohne sich jedoch in den Unmöglichkeiten totaler Homologisierungsversuche zu zersplittern. Naturgemäß ist auch dadurch ein Abschluß noch nicht erreicht. Es fehlt noch an genügendem entwicklungsgeschichtlichem Material, ganz abgesehen davon, daß die als Ausgang dienende geläufige morphologische Deutung des menschlichen Kleinhirns, wie schon von vielen Seiten betont wurde, nicht einwandsfrei ist. Bolk bezeichnet es geradezu als einen Mißgriff, die beim Menschen vorhandenen Verhältnisse zum Ausgangspunkte komparativer Untersuchungen zu machen, denn das menschliche Kleinhirn weicht durch seine ganz spezielle Differenzierung sehr beträchtlich von jenem Grundtypus ab, nach dem die Cerebella der Mammalier gebaut sind. Bolk führt uns auf dem Wege der Entwicklungsmechanik zu Ergebnissen, die uns zweifellos einen rationelleren Einblick in den verwickelten Bau des Cerebellums gestatten, als dies bisher geschehen ist. Indessen bringen uns auch sie nicht ganz über den Wunsch einer exakten Homologisierung hinaus, der aller Wahrscheinlichkeit nach erst durch vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen befriedigt werden dürfte. Wenn wir also heute noch nicht jenes Einteilungsprinzip annehmen können, so bleibt uns nur noch der Versuch eines Durchschnittsschemas, einer Kompilation, die genetischen wie morphologischen Gesichtspunkten soweit als möglich gerecht werden soll. Ich halte es dabei für unangebracht, die Mängel der zur Grundlage dienenden Schemen ausführlich zu diskutieren, solange nicht die Klärung so vieler damit zusammenhängender Fragen eingetreten ist. Für unsre Zwecke scheint es ausreichend, sich klar zu sein, daß zahlreiche Ergänzungen den im Laufe der Zeit gefundenen Mängeln werden abhelfen müssen. Sie betreffen vorwiegend ungenügende Belege für die Homologie einiger Organteile und eine nicht einheitliche Nomenklatur. Sie sind so zahlreich, daß wir nach dem Studium der bekannten Schemen sagen dürfen, daß eine einheitliche Auffassung eigentlich nur für die Verbindungsorgane des Kleinhirns mit dem Hirnstamme und für jene Abschnitte des Wurmes eingehalten wird, die caudal vom Culmen liegen. Über alle sonstigen Oberflächengebilde gibt es beinahe ebensoviele Ansichten, als sich

Autoren mit dem Gegenstande beschäftigt haben. Eine Aufklärung vieler hiermit im Zusammenhange stehender Fragen muß noch zukünftigen Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Zur gröberen Orientierung verwendet man am vorteilhaftesten ganz frische oder nur wenige Tage in Formol gehärtete Kleinhirne. Man entfernt sorgsam die Arachnoidea und das arachnoidale Faserwerk zwischen den Lappen und drängt diese mit den Fingern unter Nachhilfe des Skalpellstieles bis auf den Grund ihrer Furchen auseinander. Man erhebt dann folgendes: An jedem Brückenarme, der von vorn und ventral nach dem Kleinhirn aufsteigt, sitzt seitlich eine flache Doppelscheibe kleiner Läppchen, die von den übrigen Rindenteilen leicht seitlich abgebogen und von ihrer Unterlage losgelöst werden kann. Es ist das die laterale Portion der Kleinhirnhemisphäre.

Fig. 8.



Seitenansicht des Kleinhirns einer 6jährigen Stute, nach einer Photographie gezeichnet; wenig verkleinert.

Li Lingula; *Lc* Lobus centralis; *La* Lobus ascendens; *Cu* Culmen; *T* Tuber vermis; *Py* Pyramide; *Uv* Uvula; *No* Nodulus; *Ssa* Sulcus superior ant.; *Ssp* Sulcus superior post.; *Sip* Sulcus inferior post.; *Sia* Sulcus inferior ant.; *Al* Alae lobi ascendentis dext.; *Lq* Lobus quadrangularis; *Ss* Lobulus semilunaris superior; *Si* Lobulus semilunaris inferior; *l* innere, *m* äußere Scheibe des Lobus cuneatus; *Fl* Flocke; *Bp* Brückenarm.

Medial liegt, die Kleinhirnoberfläche wie ein Wulst überragend, der Wurm, der sich leicht von den ihm seitlich anliegenden Rindengebilden trennen läßt.

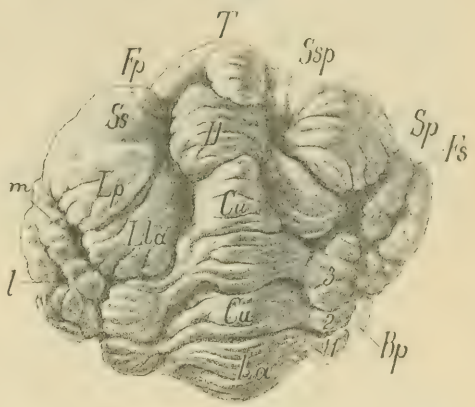
Nach dem Losreißen der lateralen Portion der Hemisphäre und dem Abtragen des Wurmes mit dem Messer bleibt die mediale Portion der Hemisphäre stehen, die mit dem Wurme durch dünne, brückenartige Markblätter mehrere Verbindungen eingeht.

Der Wurm erhält durch tiefe Einschnitte seine Gliederung, die an Medianschnitten leicht abzulesen ist. Von der Verteilung der Einschnitte und Markstrahlen des Wurmes ausgehend, ist die Umgrenzung seiner einzelnen Lappen der caudalen Hälfte oft leicht vorzunehmen. Absoluten Wert hat aber diese Charakteristik nicht, weil häufig die Markblätter der einzelnen Lappen nicht getrennt, sondern zu einem Stamme vereint vom Markkörper abgehen. Auch

verlangen die häufigen Asymmetrien und Variationen der Alae, der Unterabteilungen des Tuber vermis, der Läppchenzahl des Lob. centralis und Lob. ascendens, daß jede Oberflächenorientierung am Kleinhirn durch einen medianen Schnitt kontrolliert werde.

Ventral dringt gegen den Markkern des Kleinhirns ein Spalt, die Incisura fastigii vor, die dorsale Ausbuchtung des Raumes des vierten Ventrikels, der mit dem Fastigium blind endet. Ihm gegenüber senkt sich von dorsal ebenfalls ein sehr tiefer Spalt, der Sulcus cereb. superior anterior = Sulcus primarius von KNITHAN ein. Er teilt den Wurm in einen Vorder- und Hinterwurm. Ersterer setzt sich zusammen aus der ventralen Lingula, dem zwei- bis dreilappigen ventronasalen Lobus centralis, dem zweilappigen dorsonasalen Lobus ascendens und dem zweilappigen dorsalen Culmen monticuli, einschließlich Lobulus lunatus ant. = Lobus anterior von BOLK.

Fig. 9.



Dorsalansicht des Kleinhirns eines 4jährigen Wallachen. Nach einer Photographie. Nat. Gr.

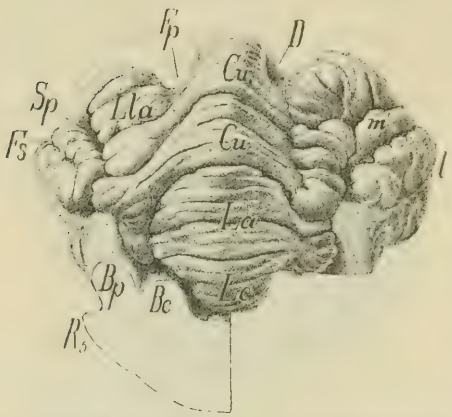
D Declive; *Lla* Lobulus lunatus anterior; *Lp* Lobul. lunatus posterior; *m* mediale, *l* laterale Scheibe des Lobus cuneatus; *Fp* Fissura paramediana; *Sp* Fissura sagittalis profunda; *Fs* Fissura sagittalis superficialis; *1* Ala sin. Lobi ascendentis, rechterseits nur rudimentär entwickelt; *2*, *3* Alae des Culmen. Die übrigen Bezeichnungen wie bei Fig. 8.

Letzterer (Lobulus medianus posterior von BOLK) wird gebildet von dem dorsalen Tuber vermis (dem oralen Declive und dem caudalen eigentlichen Tuber vermis, die am Tierhirn als zusammenhängend zu betrachten sind), der ein- bis zweilappigen Pyramis, der Uvula und dem Nodulus. Die Vorderfläche des Nodulus und die von einem dünnen Markblatte überzogene Hinterfläche der Lingula bilden die Vorder- und Hinterwand der Incisura fastigii.

Vom zentralen Markkern des Kleinhirns ziehen verschieden dicke Strahlen in das Innere der Wurmlappen; die stärksten gehen vor und hinter jener tiefen Furche vom Markkern ab, die zwischen Culmen und Tuber vermis zu liegen kommt. Der orale teilt sich oft in zwei Äste und begibt sich zum Culmen. Die ventro-oral von

ihm nacheinander vom Kern ausgesendeten Strahlen werden sukzessive kleiner und gehen in die Abteilungen des Lobus ascendens und Lobus centralis; der letzte, der Lingula angehörige, hängt organisch mit dem Velum medullare ant. zusammen.

Fig. 10.



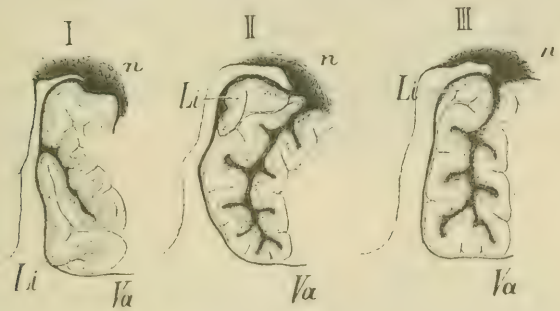
Ansicht des Kleinhirns eines erwachsenen Pferdes von vorn; nach einer Photographie. Nat. Gr.
Bc Bindearm des Kleinhirns; *Rs* Trigeminuswurzel. Die übrigen Bezeichnungen wie bei der Fig. 9.

Der caudal von der tiefen Dorsalfurche abzweigende Markast geht zunächst horizontal (Truncus horizontalis arboris vitae) und biegt dann dorsal um, sich erst ganz peripher in zwei Nebenäste teilend, wovon der vordere in das Declive (Pars anterior tub. vermis), der hintere in das eigentliche Tuber vermis (Pars posterior tub. vermis) führt. In caudo-ventraler Richtung folgen dann noch weitere drei Markstrahlen für Pyramis, Uvula und Nodulus. An letzteren heftet sich, wie erwähnt, die Tela chorioidea an. Ihre Ansatzlinie wendet sich knapp an der Wurzel des Nodulus nach hinten zur Uvula, springt dort nach dem medial gewendeten Ende der lateralen Hemisphärenportion über und geht dann proximal nach der Vorderkante des Tuberculum acusticum.

Was die Gestalt der einzelnen Lappen des Wurmes betrifft, so ist zu bemerken, daß als Lingula herkömmlich das erste vor der Incisura fastigii liegende Vertikalläppchen verstanden wurde, das, mit einem dünnen Markstrahl versehen, drei bis vier Paare von Querwindungen aufweist. Untersucht man genauer, so findet man, daß die Frage nach der Homologie dieses Organs durchaus nicht so einfach zu beantworten ist. In einer Reihe von Fällen kann man konstatieren, daß sich das Velum medullare anterius an den Rand jenes Gyrulus der sogenannten Lingula ansetzt, der ganz an deren Basis, am Abgange ihres Markstrahles vom Markkerne des Kleinhirns, sich vorfindet. Hier wäre gegen die Zurechnung dieses Gyrulus zu dem betreffenden Läppchen zu stimmen und demnach die Auffassung

des ganzen Organs als Lingula vielleicht zu verteidigen. Wie aber Fig. 11 erkennen läßt, kann der Ansatzgyrulus an Umfang so zunehmen, daß er einen eignen Markstrahl erhält. Er bildet dann einen Körper, der mit dem Velum anterius an seiner zustehenden Fläche breit verwachsen, an seiner Oberseite zwei bis drei Gyruli oder sogar kleine Subläppchen trägt und daher eine gewisse Ähnlichkeit mit der Lingula hom. ersehen läßt; nur fehlen ihm die Hemisphärenteile. Das erste Vertikalläppchen müßte dann dem Gebiete des Lobus centralis beizuzählen sein. Da ich dieses Verhalten an 19 Kleinhirnen achtmal vorweise, glaube ich diese Formation als eigentliche Lingula bezeichnen zu sollen, da wir vorläufig ein andres Kriterium wie die äußere Gestalt nicht besitzen. Jedenfalls rechtfertigt die bestehende Unsicherheit die Ellenbergersche Zusammenfassung der oralen Läppchenformationen zu einem Lobulus nasoventralis, wozu Lingula + Lobulus centralis gehören.

Fig. 11.



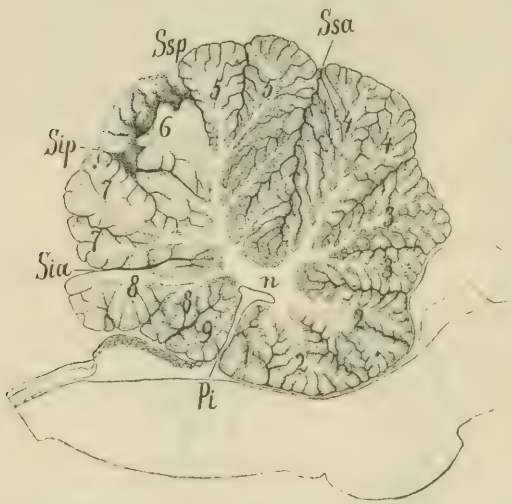
Verschiedene Bildungen der Lingula cerebelli des Pferdes. 3/1 der nat. Gr. Nach Weigert-Präparaten mit der Leitzschen Kamera gezeichnet. Die Serien stammten von erwachsenen Tieren.

n Markkern; *Li* Lingula; *Va* Velum anterius. Während bei *I* die Lingula ein eignes Läppchen darstellt mit besonderem Markstrahl, ist bei *3* kaum mehr zu entscheiden, ob es sich um ein rudimentäres selbständiges Gebilde handelt oder um eine Umwandlung des basalen Gyrulus des ersten Vertikalläppchens.

Der Lobulus centralis ist zwei- oder dreiteilig; der ventralste Abschnitt ist beinahe so schmal wie die Lingula, weil er noch zwischen den Bindearmen über der Rautengrube lagert; der dorsalste trägt seitliche, knopfförmige Verdickungen, die Alae lobuli centralis. Von seinen Markstrahlen ist gewöhnlich der unterste der dickste und kürzeste, der dorsalste am dünnsten. Doch kommt auch ein abweichendes Verhalten vor. Die Peripherie des Lappens liegt beinahe in ihrer ganzen Ausdehnung dem Velum medullare anterius an.

Lobus ascendens und Culmen monticuli sind gewöhnlich je zweiteilig. Jeder Teil zeigt oberflächlich vier bis fünf breite Rindenwülste und eine dreieckige Grundfläche. Eine exakte Abgrenzung zwischen Lobus centralis, Lobus ascendens und Culmen ist nicht bekannt. Die allgemein übliche folgt nur äußeren Momenten und hat mit Homologien kaum viel zu tun. Die Strahlenfolge vom Sulcus superior anterior nach vorn gezählt, ist ebensowenig maßgebend wie die Entwicklung der Alae, die häufig nur einseitig ausgebildet sein können. Die übliche, auch auf unsern Figuren beibehaltene Einteilung ist mehr nach äußeren Merkmalen vorgenommen, wonach der Lobus centralis bis zu der durch die Vierhügel bedingten Einbuchtung, der Incisura cerebelli anterior der Vorderwurmperipherie reicht, während das Culmen dem ersten oral vom Sulcus superior anterior aufstrebenden Markast entspricht; zwischen beiden wäre dann der Lobus ascendens einzuschalten. Durch die sehr variable Verteilung der Markstrahlen, die den Lappen zugrunde liegen, wird deren Peripherie im Medianschnitte sehr verschieden breit, was auch aus den Zeichnungen abgelesen werden kann. Es kann ferner der Fall eintreten, daß durch Variation der Tiefe der Trennungsfurchen und stärkere Ausbildung der Seitenanhänge eine Verschiebung der Lappenzahl eintritt. Finden sich alle Unterlappen des Culmen und Lobus ascendens voll ausgebildet und ist außerdem noch die Pars anterior tuberis vermis, das Declive auch noch kräftig

Fig. 12.



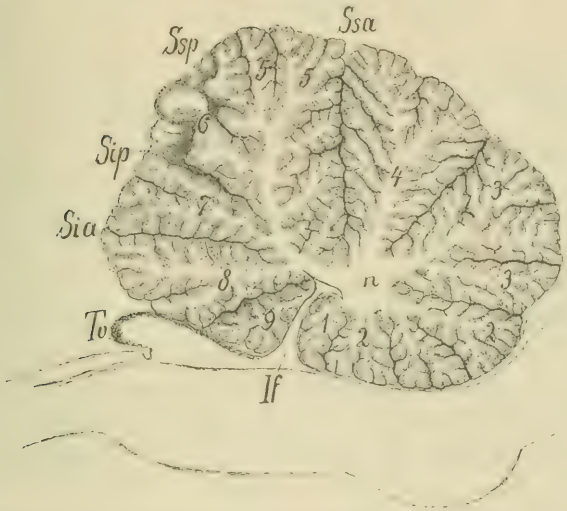
Medianschnitt durch das Kleinhirn eines 3jährigen Pferdes; Glaspause des im Schädel liegenden frischen Präparates. Nat. Gr. Kurzer Typus des Kleinhirns.

1 Lingula; *2* Lobus centralis mit undeutlicher Dreiteilung; *3* Lobus ascendens; *4* Culmen mit schmächtiger, und *5* Declive mit starker Entwicklung der Unterlappen; *6* Tuber vermis; *7* Pyramis; *8* Uvula; *9* Nodulus; *Pi* Pars intermedia ventriculi quarti; *n* Markkern des Kleinhirns; *Ssa* Sulc. sup. anterior; *Ssp* Sulc. sup. posterior; *Sip* Sulc. inferior posterior; *Sia* Sulc. inferior anterior.

entwickelt, wie in Fig. 13, so erhalten wir ein langes Kleinhirn im Gegensatze zu den nicht minder häufigen kugeligen und kurzen Typen.

Das Declive, die Pars anterior tuberis vermis von Flatau-Jacobson, hat mit dem eigentlichen Tuber vermis einen gemeinsamen Markstrahl als Grundlage und besteht der Mehrzahl nach aus quer verlaufenden, der Oralseite des Markastes aufgesetzten Windungen. Oberflächlich kommen deren vier bis acht zur Ansicht.

Fig. 13.



Medianschnitt durch das Kleinhirn eines 10jährigen Pferdes. Glaspause des im Schädel liegenden frischen Präparates. Nat. Gr. Langer Typus des Kleinhirns.

If Pars interm. ventr. quarti; *Tv* caudaler Blindsack der Tela chorioidalis cereb. medialis. Die übrigen Bezeichnungen wie bei Fig. 12.

Die dorsale Portion des Lobus centralis, die Unterlappen des Lobus ascendens, Culmen und Declive besitzen laterale, knopf- oder flügelförmige Anhänge, Alae, die, von vorn nach hinten an Umfang zunehmend, am Declive zu jenem knotenförmigen Organ werden, das Flatau-Jacobson mit dem Lobulus lunatus anterior cerebelli homologisieren. Es ist jedoch zu betonen, daß der äußeren Gestalt nach alle diese Anhänge gleich oder ähnlich geformte Bildungen repräsentieren. Von den Alae lobi centralis bis zum Lobulus lunatus anterior steigen sie in ununterbrochener Sukzession von ventral nach dorsal auf, sich nur in der Größe verändernd. An manchen Präparaten kann man sogar die Beobachtung machen, daß der

sogenannte Lobulus lunatus anterior genau dieselbe plump gefingerte Gestalt hat, wie die Seitenfortsätze der vor ihm liegenden Lappen, und nicht, wie dies allerdings häufiger der Fall, halbkugelig vorgewölbt ist. Erst caudal von dem Declive verändert sich das Oberflächenbild völlig.

Das eigentliche Tuber vermis oder Pars posterior tub. verm. von Flatau-Jacobson besteht aus drei Läppchen, die keine symmetrische Lage haben, sondern unregelmäßig ineinander geschoben sind, so daß der Wurm an dieser Stelle an Medianschnitten eine Unterbrechung zeigt. Zuweilen konstatiert man in der Tiefe der Furche zwischen Declive und Tuber vermis noch ein dünnes Markblatt von dolch- oder breit zungenförmiger Gestalt, das mit der Kleinhirnhemisphäre in Beziehung tritt und als Folium vermis aufgefaßt wird. Häufig kann es nicht nachgewiesen werden. Die Pyramis hat keine eigentlichen Seitenflügel; es sind nur die mittleren ihrer zehn Rindenwülste etwas länger als die übrigen. Ich finde jedoch an vielen Präparaten in der Tiefe der seitlichen Trennungsfurche des Wurmes vom Hemisphärenteile eine rindenlose, zuweilen 4 mm hohe, dünne Marklamelle, die um das Caudalende des Lobulus semilunaris posterior zu einem kleinen Querläppchen führt, das zum Flocculus hinüberreicht. Zuweilen kann sie jenes Läppchen nur tangieren und verschwindet dann seitlich von ihm. Die Zugehörigkeit des letzteren zur Pyramide wäre anzunehmen. Wenn es fehlt, vermag man ein Hinüberziehen des Kammes zur Flocke direkt nachzuweisen.

Flatau-Jacobson lassen den ebenerwähnten verschmälerten Seitenteil der Pyramide in Form eines schmalen Windungszuges von unten her bogenförmig den Lobulus semilunaris inferior umziehen, nach vorn wenden und, an dem Lobulus semilunaris anterior vorbeigehend, lateral vom Lobus lunatus posterior am Brückenarm enden. An sechs daraufhin untersuchten Präparaten habe ich ein solches Verhalten nicht wiederfinden können. Auch Ziehen tut seiner keine Erwähnung. Möglicherweise ist diese Formation, die von der Pyramide ausgeht, auf den zuweilen gut ausgebildeten Oberflächenausdruck einer Faserschlinge zurückzuführen, die man an Formolgehirnen ziemlich leicht durch Delamination darstellen kann. Bricht man die äußere Scheibe des Lobulus cuneiform., von vorn beginnend, sorgfältig los, so kann man ein schön geschwungenes, bis 5 mm breites, ganz oberflächlich gelegenes Faserbündel freilegen, das, der Außenkontur des Brückenarmes angeschmiegt, im Bogen unter dem Caudal-

ende der Kleinhirnhemisphäre nach der Basis der Pyramide zieht und dort in die Tiefe tritt.

Die Uvula ist lang und schmal und weist gewöhnlich zwei Unterlappen auf. Ich habe zwei Präparate vor mir, wo von der Uvula ein niederer, rindenloser Markkamm parallel mit dem Pyramidenkamme, zur sogenannten Flocke zieht.

Medialer Hemisphärenteil. Zu ihm rechnen Flatau-Jacobson 1) den neben dem Tuber vermis liegenden Lobus quadrangularis, 2) den sich ihm caudal anschließenden Lobulus semilunaris sup. und 3) den darunter folgenden Lob. semilunaris inferior.

1) Der Lobus quadrangularis zerfällt durch eine mäßig tiefe Querfurche in zwei Teile: den Lobulus lunatus anterior und Lobul. lunat. posterior. Beide Abschnitte sind durch die laterale Fortsetzung des Sulcus superior anterior geschieden. Ich kann dieser Darstellung nicht beipflichten, sondern sehe in ihr eine Konzession an versuchte Homologien, die aber zu sehr der materiellen Stütze entbehren. Wenn man nämlich aus dem Sulcus superior ant. in die Teilungsfurche des Lobus quadrangularis gelangen will, so hat man die mit Gangliengrau überdeckten Windungsblätter vom Declive zum Lobulus lunatus anterior in der Tiefe der Fissura paramediana zu übersteigen. Die räumliche Kontinuität der erwähnten Teilungsfurche führt in den Sulcus superior posterior, was wieder der Oberflächengliederung des menschlichen Kleinhirns nicht entspricht, bei dem der Lobul. lunat. anterior dem Culmen und nicht dem Declive angehört. Wir sehen hier ein Beispiel der Folgen eines zu weit getriebenen Homologisierungsversuchs. Entweder ist die Fortsetzung des Sulcus sup. ant. genetisch nicht identisch mit der Teilungsfurche des Lobus quadrangularis, trotzdem sie am Pferdekleinhirn formal besteht, oder aber die Grundelemente dieses Lappens sind nicht oder nur unvollständig homolog mit dem Lobus quadrangularis.

Das vordere Läppchen, der Lobul. lunat. ant., ist flachkugelig gewölbt, aus vier bis fünf Querwülsten bestehend, hat meist den Grundriß eines Bogenzweiecks und geht durch zwei bis drei oberflächlich gelagerte Windungskämme in das Declive über. Wie vorhin schon erwähnt wurde, ähnelt es manchmal sehr der Gestalt der Seitenanhänge des Culmen, so daß es an einem beliebigen Präparate schwer werden kann, nachzuweisen, was bereits dem Gebiete des Lobulus lunatus anterior und was noch dem Culmen zuzuzählen ist.

Nach Ziehen läßt sich dieser Lobus von den vor ihm liegenden Alae überhaupt nicht trennen.

Der Lobulus lunatus posterior ist breiter und größer wie der vorige, bildet den die übrige Hemisphäre am meisten überragenden oder vorspringenden Pol und geht ebenfalls in den vorderen Teil des Tuber vermis über. Die Verbindungsbrücke ist aber viel schmäler als bei diesem und verliert sich manchmal in diejenige des Lobul. lun. ant. oder ist rindenlos und weiß und daher in ihrem weiteren Verlaufe überhaupt nicht zu verfolgen. Seitlich reicht er, sich etwas verdickend, an jene tiefe Sagittalfurche heran, die den lateralen Hemisphärenteil abgrenzt. Beide Lobuli faßt Ziehen wegen ihrer Gestalt als Lobulus palpiformis zusammen.

2) Der Lobulus semilunaris superior ist am Pferdegehirn quergestellt, zerfällt in zwei Unterläppchen und verschmälert sich medial in eine in das Folium vermis einfließende Spitze, wenn ein solches vorhanden ist; er hängt also dadurch mit dem Wurm zusammen. Zuweilen konstatierte ich auch ein abweichendes Verhalten, indem sich statt eines Querwulstes zwei getrennte Sagittalwülste vorfinden.

3) Der Lobulus semilunaris inferior liegt caudal vom vorigen und lateral von Tuber vermis und Pyramis, an der hinteren Fläche des Kleinhirns. Er besteht aus zwei Abteilungen, die in ziemlich breite Verbindung mit der Pars caudalis des Tuber vermis treten.

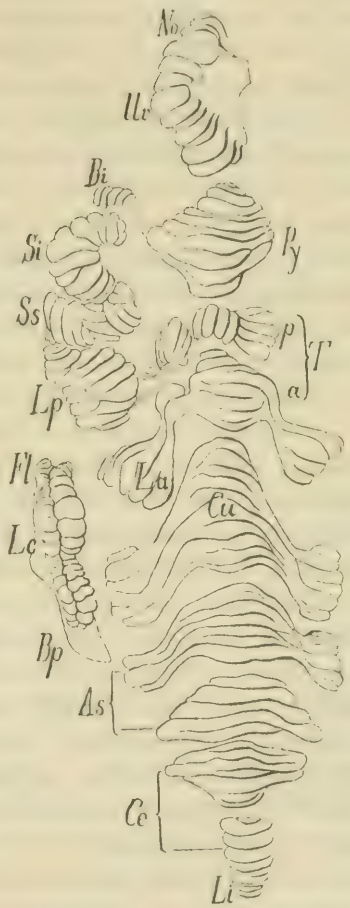
Dem Lobus quadrangularis hängen die Lobuli semilunares anterior et posterior wie ein schlangenartig gewundener Schwanz an, der neben Tuber vermis, Pyramis und Uvula an die untere Kleinhirnfläche herabsteigend, eine vordere äußere und eine hintere innere Knickung erhalten hat. Die äußere wird vom Caudalende des Lobulus quadrangularis und dem Oralende des Lobulus semilunaris superior, die innere von dem Medialende des letzteren mit dem Oralende des Lobulus semilunaris inferior gebildet. Wegen der durchaus nicht genügend klargelegten Homologieverhältnisse empfiehlt sich die Zusammenfassung beider Läppchen nach dem Vorschlage von Ziehen zu einem Lobulus cruciformis.

Der laterale Hemisphärenteil besteht aus zwei eng aneinandergedrückten, sagittal stehenden Scheiben kleinster Läppchen, über deren Homologien nichts näher bekannt ist. Da sie phylogenetisch zum Lobulus cuneiformis in Beziehung stehen, so ist die Einbeziehung des gesamten Gebildes unter diesem Namen zu recht-

fertigen. Ziehen sieht in ihm eine teilweise Homologie mit der Tonsille. Nach dem Vorgange von Flatau-Jacobson werden wir einen medialen und lateralen Teil des Lobulus cuneiformis anzunehmen haben. Es sei hier aber noch einmal wiederholt, daß damit die Stellung dieses Lappens durchaus nicht vollständig klargelegt ist. Die äußere Scheibe ist meist vier- oder fünfstrahlig und ventral von einem kleinen, caudal gerichteten Zäpfchen gefolgt, das mit dem Flocculus hominis homolog zu sein scheint; sicheres ist hierüber nicht auszusagen. Auch Flatau-Jacobson äußern sich nicht bestimmt. Während in Fig. 82 ihres Buches eine Tonsille von einem Lobulus cuneiformis überlagert erscheint, werden auf S. 421 beide Windungskonvolute dem Lob. cuneiformis zugerechnet und der fragliche Hemisphärenteil wird mit der Flocke oder mit der Tonsille homologisiert. Der Unsicherheit in der Bestimmung dieser Läppchenscheiben gibt Ziehen dadurch Ausdruck, daß er für sie den Namen Tabulationen vorschlägt.

Hier wäre auch noch das schon früher erwähnte Läppchen zu nennen, das sich am caudoventralen Ende der medialen Windungsscheibe quer über das Kleinhirn lagert. Meistens läßt es sich als eignes, gesondertes, mit vier bis sechs Gyruli ausgestattetes Läppchen lostrennen, das zur Pyramide hinüberzieht und mit dieser häufig durch einen Markkamm verbunden ist. Zuweilen fehlt es gänzlich, in andern

Fig. 14.



Abgerollte Oberfläche des Kleinhirns des Pferdes. Schematisch.

Li Lingula; *Ce* Lobus centralis; *As* Lobus ascendens; *Cu* Culmen; *a* Declive, *p* Tuber vermis = Pars anterior und Pars posterior tuberis vermis; *Py* Pyramide; *Uv* Uvula; *No* Nodulus; *Bp* Brückenarm; *Lc* Lobus cuneatus; *Fl* Flocculus; *La* Lobul. lunat. ant.; *Lp* Lobul. lun. post.; *Ss* Lobulus semilunaris superior; *Si* Lobulus semilunaris inferior; *Bi* Lobulus biventer?; *Si* + *Ss* Lobulus cruciformis Ziehen.

Fällen scheint es eine Brücke von der Flocke zur Pyramide darzustellen. Vielleicht ist es als Rudiment eines Lobulus biventer aufzufassen.

Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß, wenn wir den Lobulus lunat. ant. als Seitenanhang des Declive zur Hemisphäre zählen und die Seitenanhänge des Lobus centralis mit den Alae lob. centr. hominum identifizieren, wir die letzteren auch der Hemisphäre folgerichtig einreihen müssen.

Das Furchenschema des Equidenkleinhirns ist noch viel ungenauer zu differenzieren wie dasjenige seiner Windungen. Durch die unverhältnismäßig starke Reduktion des Hemisphärenteils gegenüber dem Wurm findet ein häufiges Ineinandergehen mehrerer Furchen zu einer statt; außerdem ist, wie Ziehen besonders hervorhebt, eine Zuordnung oft nicht möglich, weil die Wurmfurchen bei ihrem Durchgange durch die Lateralsulci nach den Hemisphären von nackter Marksubstanz unterbrochen werden.

Zweckmäßig unterscheiden wir Längs- und Querfurchen.

Von den Längsfurchen ist die auffallendste die den Hinterwurm seitlich begleitende Fissura paramediana. Sie ist im oberen und hinteren Drittel des Wurmes steil und tief und verläuft flach am Culmen. An ihrem Grunde wird sie von jenen Markkämmen unterbrochen, die vom Wurme zu den Hemisphären ziehen.

Zwischen medialer und lateraler Hemisphärenregion liegt die Fissura sagittalis profunda, der Sulcus arcuatus superior von Ziehen. Phylogenetisch aus vielen Gliedern aufgebaut ist sie morphologisch am Kleinhirn des erwachsenen Pferdes eine einfache Furche, die oral über der Einstrahlung des Brückenarms ins Kleinhirn beginnt und caudal an der Wurzel der Uvula in der dort befindlichen Plexusnische endigt. Ihr vorderster Abschnitt repräsentiert nach Flatau-Jacobson die sagittal umgebogene Fortsetzung des Sulcus horizontalis magnus hom. Auch ein Teil des Sulcus superior posterior dürfte in dieser Furche verlaufen.

Seitlich von ihr, zwischen lateraler und medialer Scheibe des Lobulus cuneatus findet sich die Fissura sagittalis superficialis.

Von den Querfurchen können eigentlich nur diejenigen des Wurmes im Sinne einer Homologie diskutiert werden. Die Vergleichungen der Furchen des medialen Hemisphärenteils lassen sich zurzeit kaum mit einiger Wahrscheinlichkeit durchführen. Eine Ausnahme hiervon machen vielleicht nur jene der oralen Hemisphären-

region, von der mit grauer Substanz überzogene Markblätter ununterbrochen in den Wurm eintreten und als Leitwände dienen können. Doch ist auch da eine volle Sicherheit nicht zu gewinnen und ein einfaches Zuordnen zusammengehöriger Wurmabschnitte nicht möglich.

Wie beim Menschen hätten wir von caudal nach dorsal und oral fortschreitend am Wurme zu unterscheiden:

Zwischen Uvula und Nodulus einen Sulcus praeuvularis; zwischen ersterer und Pyramis einen Sulcus inferior anterior, zwischen dieser und dem Tuber vermis einen Sulcus inferior posterior. Alle drei enden steil abfallend an der medialen Wand der Fissura paramediana.

Oral vom Tuber vermis fallen durch die Inkonstanz eines Folium vermis Sulcus horizontalis und Sulcus superior posterior zusammen. Die dort befindliche Furche wird übereinstimmend als Sulcus superior posterior aufgefaßt. Sie ist ziemlich tief und hängt organisch mit einer Hemisphärenfurche zusammen, die den sogenannten Lobus quadrangularis quer teilt.

Zwischen Declive und dem Culmen folgt dann der Sulcus superior anterior, der den Wurm als tiefste Querfurche bis an den Markkern einschneidet und als Grenzlinie zwischen Vorder- und Hinterwurm dient. Flatau-Jacobson lassen ihn lateral, den Isthmus zwischen Declive und Lobulus lunatus anterior übersteigend, nach der Querteilungsfurche des Lobus quadrangularis gelangen. Ich kann mich, wie schon früher erwähnt, dieser Anschauung nicht anschließen, sondern wiederhole, daß sich dieser Sulcus als ganz tiefer, kontinuierlicher Spalt seitlich durch die Fissura paramediana hindurch begibt, den Lobus lunatus scharf von den Seitenflügeln des Culmen abschneidet und in der Fissura sagittalis profunda endet. Hieraus ergibt sich neuerdings, daß die Homologie des dorsalen Hemisphärenlappens, der Lobus quadrangularis equi nicht einwandfrei ist.

Die Homologa der Trennungsfurchen des Lobus ascendens und Lobus centralis sind nicht bekannt. Mit der unsicheren Auffassung der Lingula hängt die Unmöglichkeit zusammen, die Lage eines Sulcus postlingualis zu fixieren.

Caudal vom Kleinhirnarme zur Med. oblongata treten die Hemisphärenteile Lobulus semilunaris inferior und Pars ventralis caudalis Lobuli cuneiformis in dorsaler Richtung so weit vom Rande der Rautengrube, dem Corpus restiforme zurück, daß eine kleine Höhlung

entsteht, in welcher der Plexus chorioideus cerebelli lateralis seine Lage hat.

Der Markkörper des Kleinhirns steht durch die früher genannten drei Paare von Kleinhirnstielen mit dem Hirnstamme in Verbindung. Peripherwärts teilt er sich in jene sternförmig von ihm abziehenden Blätter, die der Lappengliederung zugrunde liegen. Seine stärkste Entwicklung hat er oral vom Fastigium. Die größte Dicke des Markkernes, den wir uns in Form eines plumpen, herzförmigen Blattes vorstellen können, beträgt etwa 8 mm, die größte Flächenausdehnung wird in einer Horizontalebene erreicht, die etwa durch die Incisura anterior cerebelli gelegt wird.

Die in die weiße Marksubstanz eingelagerten Ganglienmassen lassen sich nicht wie diejenige des Primaten-Kleinhirns mit freiem Auge in genügender Schärfe umgrenzen. Die Ganglienzellenschwärme sind so stark von Nervenfasern durchschlungen, daß sie erst durch die mikroskopische Untersuchung genauer umschrieben werden können. Am frischen Präparate läßt sich mit freiem Auge nur eine größere Kernmasse demonstrieren, die durch ihre Färbung auffällt. Sie wird getroffen, wenn man die Kleinhirnhemisphären in den Stielen abträgt und präsentiert sich an der Schnittfläche der Bindearme gerade dort, wo Bindearme und Corpus restiforme zusammentreffen und nach dem Kleinhirn aufsteigen, als ein bräunlichrotes Areal, das in der Richtung des Culmen etwa 1,5 cm weit nach aufwärts strebt. Das lateral angrenzende Einstrahlungsgebiet der Brückenarme ist ganz weiß.

Führt man durch den Stamm des VIII. Hirnnerven einen Frontalschnitt, so bemerkt man, daß jene braungraue Verfärbung, an der Seitenwand des vierten Ventrikels schmal aufsteigend, sich im Kleinhirnmarke gerade in der Tiefe des Lobulus lunatus anterior seitlich ausbreitet und durch hellere Faserwurzeln von einer andern, medial liegenden kleinen Ganglienmasse abgeschnitten wird, die über dem Zelte liegt, die Medianebene aber nicht zu überschreiten scheint. In horizontaler Richtung erstreckt sich die größere laterale Kernmasse im Bereich des Hemisphärenmarkes halbkugelig caudalwärts und in Form einer nach dem Lobulus centralis gerichteten Zunge nach oral, die sich scheinbar mit einem ventralen Ausläufer zwischen Bindearm und Brückenarm verliert. Die Abgrenzung dieser Areale gegen die weiße Substanz ist meistens verschwommen.

Die Brücke zieht als plattrunder Strang quer über den Hirnstamm und strahlt seitlich in Form der Brückenarme, Brachia cerebelli lateralia, nach außen vom Bindearmeintritt ins Kleinhirn.

In der Mittellinie wird die Ventralseite des Pons durch die Arteria basilaris ziemlich tief eingedrückt. Er erreicht dort in seiner größten Breitenausdehnung etwa 2 cm. Lateral sich rasch verschmälernd, läßt er den mächtigen Trigeminusstamm durchtreten und wendet sich zwischen der Medialseite der fünften Wurzel und Lateralseite des Bindearmes nach dorsal als drehrunder, weißer Strang, dessen Verlauf am Kleinhirn in der Tiefe der Fissura sagittalis profunda noch eine Strecke weit verfolgt werden kann. Der Übergang der eigentlichen Brücke in die Kleinhirnarme wird in die Höhe der Dorsalkante der Trigeminuswurzel verlegt. Doch muß bemerkt werden, daß das quergefurchte, mit vielen Gefäßlöchern versehene Relief der ventralen Brückenfläche bereits medioventral von dieser Gehirnnervenwurzel in jene glatte, weiße Fläche übergeht, welche die Rundung der Brückenarme auszeichnet. Der fünfte Gehirnnerv ist hier so umfangreich, daß er wie ein Keil die Seitenflügel der Brücke auseinander treibt, mit seiner Spitze seitlich an der Medulla oblongata bis zum Austritt des X. und IX. Hirnnerven reicht, wo er, wie schon früher gesagt, lateral vom VII. Hirnnervenkerne bloß zutage liegt und auch das Corpus trapezoideum sowie den Austritt des VII. Nerven merklich nach außen drängt. Sein Stamm zerfällt schon makroskopisch in zwei Teile, von denen der schwächere dem stärkeren medial anliegt. Er mißt im Querschnitte kaum $^1/_{10}$ des letzteren und tritt sehr nahe am caudalen Ponsrande gewöhnlich nur in zwei bis drei Bündeln, oft kaum 3—4 mm von ihm entfernt, aus; es ist die motorische Wurzel. Der stärkere Stamm, die sensible Wurzel, ist von ihr durch eine kleine Arterie und Vene geschieden und strahlt 2—3 mm weiter oral als die vorige in die Brücke ein. An manchen Präparaten finde ich den Stamm des Trigeminus so weit lateral am Hirnstamme liegen, daß man korrekter zu sagen hätte, die spinale Wurzel dieses Nerven wird lateral vom Tuberc. fac. ventrale an der Oberfläche sichtbar und bis zu ihrem wirklichen Abgange vom Gehirnstamme bloß von dem schmalen Corpus trapezoideum und einigen ventrolateralen Bündeln der Brücke überlagert.

An einem von etwa 25 Hirnstämmen des Pferdes habe ich aus dem Winkel zwischen Bindearm und Brückenarme ein schmales, etwa 1 mm starkes, weißes Bündel hervorbrechen gesehen, das in leichtem Bogen die Außenseite des Isthmus übersetzend, in 3 mm Entfernung vom oralen Ponsrande, diesem parallel nach medial und ventral zog und sich ohne scharfe Grenze noch vor der Mittellinie dem Pons

wieder anlegte; wir dürfen es der Taenia pontis homin. gleichwertig erachten und annehmen, daß es gewiß viel seltener ist als beim Menschen.

Maße: Größter Breitendurchmesser der Brücke 2 cm,
Breite am medialen Rande des V. Hirnnerven 1,2 cm,
- der sensiblen Trigeminuswurzel 1,3 -
Dicke - - - 0,6 -
Breite - motorischen - 0,3 -
Durchmesser der Brückenarme am Kleinhirn gemessen 0,9 -

Was das Hohlraumsystem des Hinterhirns und Nachhirns anbetrifft, so ist die Gestaltung des vierten Ventrikels aus der vorangegangenen Schilderung der Dorsalfläche der Medulla oblongata größtenteils abzulesen, und es wären nur noch einige Bemerkungen hinsichtlich der, diesen Gehirnabschnitt peripher umlagernden großen Lymphräume zu machen.

Der vierte Ventrikel ist beim Pferde ein ganz schmaler Spaltraum, dessen Decke und Boden bis auf eine capillare Lymphschicht größtenteils einander genähert sind. Ein weiterer, allerdings nur wenige Millimeter betragender Abstand ergibt sich nur in der nasalsten, bereits im Gebiete des Mesencephalon liegenden Region der Rautengrube und in ihrer Pars intermedia, zwischen den beiden Tubercula acustica, wo sich ihr Raum in der Incisura fastigii, gegen den Kleinhirnkörper aufsteigend, zu einem dorsal gerichteten kleinen Recessus, der Dachkammer erweitert. Wie bereits früher gezeigt wurde, kommuniziert er durch die Aperturae laterales mit dem Subarachnoidalraum des Gehirns.

Alle diese Verhältnisse lassen sich sehr übersichtlich an einem Metallausgusse aller Höhlen darstellen. Derjenige des vierten Ventrikels (Fig. 45 und 46) stellt ein kahnförmiges, schmales Gebilde dar, das nasal einen flachen Fortsatz — den Übergang in den Aquaeductus cerebri — trägt und caudal in eine feine kurze Spitze — den Eingang in den Zentralkanal — übergeht. Ventral hat der Kahn einen stumpfen Kiel, als Abklatsch des Sulc. medianus, und lateral von ihm läuft eine grobe Längsrippe jederseits, als derjenige des Sulc. limitans. Die nahezu senkrecht stehende Bordwand ist in der Mitte etwas eingedrückt, als Negativ der Area acustica. Vorn ist sie scharf und schmal; caudal ist sie von einem stumpfen, nach links gerichteten Läppchen überragt, das den Ausguß des Recessus median. der Tela chorioidea medialis cerebelli darstellt. Mitten im Kahne steht eine quere Scheidewand, die sich mit verbreiterten Flügeln in die

Bordwand einläßt; es ist das Negativ der Dachkammer, deren Giebelkante nicht nach oben, sondern nasalwärts gerichtet ist. Sieht man in den so in eine orale und caudale Hälfte geteilten Kahn von oben hinein, so bemerkt man am Boden der ersteren eine grobe Querriffung, von den Läppchen des Lobulus centralis herrührend, wogegen der letztere unregelmäßig gekörnt erscheint, durch den Abdruck des Plexus chor. cerebelli medialis.

Dorsolateral geht die Querwand in zwei seitwärts abstehende Hörner über, die mit einer breiten Bruchfläche zu enden scheinen. Sie stellen das Negativ des Verbindungsweges des vierten Ventrikels mit den Lymphzisternen (Foramen Luschkae) dar.

Der Ausguß der seitlichen Lymphräume des Rautenhirns reitet auf der Medulla oblongata wie ein Sattel, der an den Seitenhörnern der hier erwähnten Querwand befestigt ist und ventral in den schmalen Spaltraum eindringt, der zwischen der Ventralfläche der Medulla oblongata und der Arachnoidea seine Lage hat. Die ganze Partie zwischen Schädelwand, Pyramis cerebelli und Tela chorioidea medialis einerseits und zwischen der Seitenfläche des verlängerten Markes und dem Porus acusticus internus anderseits kann von einer oft über 1,5 cm dicken Metallschicht ausgegossen werden, die sich dann ventral von der Trigeminuswurzel bis in die Gegend der Pyramidenkreuzung als dünnes Blatt in jenen großen Lymphspalt fortsetzt, der die ganze Gehirnbasis und auch dessen sonstige Oberfläche überzieht. Dort ist seine Umgrenzung wegen der begrenzten Schmelzbarkeit der Injektionsmasse immer unregelmäßig abgeschlossen. Eine scharfe Abgrenzung besitzt der große quer über das Rhombencephalon hinziehende Lymphraum nur dorsal in einer Linie, die etwa in halber Höhe der Pyramis cerebelli sich ansetzt, dann horizontal und lateral ziehend, den Lobulus semilunaris inferior und Lobulus cuneiformis tangiert und hierauf knapp über der Acusticuswurzel nach vorn zu den Vierhügeln aufsteigt. Über diese Grenze dringt dorsal am Kleinhirn — etwa in der Tiefe der Fissura paramediana — keine gröbere Injektionsmasse unter dem Arachnoidalüberzug vor. Möglicherweise ist dort die Lymphzisterne organisch abgeschlossen oder die Kleinhirnrinde so in den Knochen bei hängendem Schädel angedrückt, daß ein Einströmen verhindert wird. Jedenfalls möchte ich hervorheben, daß diese Partien auch in Fällen frei blieben, wo das Injectum — Teichmannsche Masse, Woodsches Metall — im Zentralkanale zwei bis drei Nervensegmente weit vorgetrieben worden war.

Maße am Ausgusse des vierten Ventrikels:
Länge 4,8 cm,
Breite 1 cm,
Abstand des Kieles von der Seitenlängsrippe 0,6 cm,
Höhenunterschied zwischen Kiel und Bordrand 0,6 cm,
Höhenunterschied zwischen Kiel und Fastigium 1,3 cm,
Höhe der Querwand über dem Boden 1,1 cm,
Breite der Wand 1 cm,
Breite der Seitenhörner am Abgange von der Querwand 0,5 cm,
Dicke der Wand in der Mitte 0,05 cm, an der Dorsalkante 0,3 cm.

Der Teil des Hirnstammes, den wir unter Isthmus und Mittelhirn zusammenfassen, ist beim Pferde etwa 2,5 cm lang und durch die deutlich ausgesprochene Seitenfurche, den Sulcus lateralis mesencephali, in einen dorsalen Abschnitt, der die Vierhügelplatte und die Haubenregion, und in einen ventralen Abschnitt, der die Großhirnschenkel in sich schließt, geteilt.

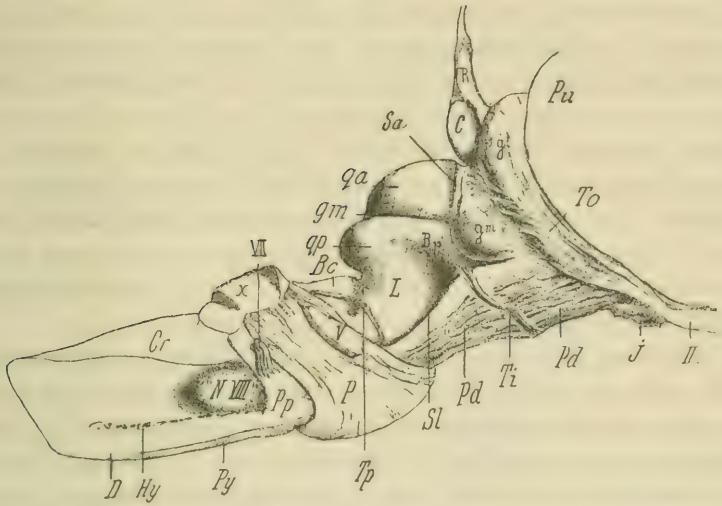
Die vorderen Vierhügel sind beim Pferde etwa 14 mm lang und 12—14 mm breit, ziemlich flach, gleichmäßig gerundet und im frischen Präparate außen grau gefärbt. Sie übertreffen die hinteren, weiß erscheinenden Vierhügel an Größe ganz beträchtlich, die in caudaler Richtung 4—5 mm weit unter ihnen hervorragen. Ventral von den hinteren Vierhügeln verschwinden die vom Kleinhirn kommenden Bindearme im Mittelhirn.

Im Bereiche des Mittelhirns ist jeder Bindearm lateral von einem flachen, breiten Faserzuge bedeckt, der, vom oralen Ponsrande kommend, schief nach aufwärts gegen den hinteren Vierhügel zieht und unter diesem ohne scharfe Grenze verschwindet. Es ist das die Schleife, deren dorsaler Rand sich ziemlich gut abhebt. Bei manchen Individuen ist die Mitte des Schleifenfeldes als kleine, gut umgrenzbare Erhebung kugelig vorgetrieben. Sie birgt den Nucleus lemnisci lateralis.

Die linken Vierhügel sind von den rechten durch den tiefen Sulcus medianus quadrig., die vorderen von den hinteren durch den auf ersterem senkrecht stehenden Sulcus transversus quadrig. getrennt. Auch setzen sich die vorderen Vierhügel des Pferdes ebenso scharf von der steil aufsteigenden caudalen Thalamusfläche und dem Corpus geniculatum mediale ab, wie die hinteren Vierhügel gegen die Bindearme. Setzen wir diese Trennungslinien Furchen gleich, so ist die Vierhügelplatte vorn durch eine nasale, hinten durch eine caudale und in der Mitte durch eine eigent-

liche Querfurche zergliedert. Von ihnen ist die letzte die markanteste und längste; ihre Schenkel verlieren sich, zum medialen Kniehöcker verlaufend, als Sulcus interbrachialis zwischen den Vierhügelarmen. An der Stelle, wo der caudale Rand des hinteren Vierhügels, die dorsale Fläche des Bindearmes und die dorsale Kante der Schleife zusammenstoßen, verläßt der Nervus trochlearis den Hirnstamm. Von jedem Vierhügel geht ein Faserzug ab, der

Fig. 15.



Seitenansicht des Hirnstammes eines 6jährigen Pferdes; in nat. Gr. nach einem im Schädel gehärteten Präparat gezeichnet.

Cr Corpus restiforme; *N VIII* Tuberculum faciale ventr.; *D* Pyramidenkreuzung; *Hy* Hypoglossuslinie; *Py* Pyramide; *Pp* Propons; *VII* Facialisstamm; *x* Schnittfläche der Kleinhirnstiele; *P* Pons; *Tp* Taenia pontis; *Bc* Brachium conjunctivum; *Sl* Sulcus lateralis mesencephali; *Pd* Pedunculus cerebri; *Ti* Tractus peduncularis transversus; *Bp* hinterer Vierhügelarm; *L* Lemniscus; *qp* hinterer, *qa* vorderer Vierhügel; *gm* Sulcus transversus proprius; *Sa* Sulcus transversus frontalis; *C* Conarium; *R* Epiphysenschlauch, bei diesem Individuum von besonderer Kleinheit; *gl* äußerer, *gm* innerer Kniehöcker; *To* Tractus opticus; *Pu* Gegend des Pulvinar thalami; *J* Infundibulum; *II* Chiasma opticum.

vordere und hintere Vierhügelarm, Brachium corporum quadrigeminum nasale et caudale; der erstere setzt sich zum Teil gegen den Tractus opticus fort, zum Teil geht er unter den medialen Kniehöcker. Das Brachium caudale zerfällt in zwei sehr undeutlich, meist nicht abgrenzbare geschiedene Abteilungen, von denen die vordere zum medialen Kniehöcker, die hintere zum Sulcus lateralis mesencephali zieht.

Die Crura cerebri sind an ihrem Austritte aus dem oralen Ponsrande etwa 12 mm breit und verschwinden nach 2,5 cm langem

Verlaufe unter den Tractus optici. Ihre strickförmige Oberflächenkonfiguration ist nicht so markant wie beim Menschen, insbesondere kann man nicht wie dort ein Überwandern medial gelegener Faserbündel nach lateral wahrnehmen. Die divergenten, sehr schwach abgrenzbaren medialen Ränder der Crura lassen ein Feld frei, das erfüllt wird von der den Boden des dritten Ventrikels darstellenden Substantia perforata posterior. Dieser Raum ist dem Trigonum intercrurale hom. homolog, kann aber beim Pferde kaum so bezeichnet, sondern muß Fossa interpeduncularis genannt werden, weil die Cruraränder hier nicht divergieren, also kein Dreieck einschließen. Er ist median durch einen deutlich ausgesprochenen Sulcus medianus ventr. mesenceph. in zwei Hälften geteilt; nasal stößt er an das Corpus mamillare.

Am medialen Rande der Crura cerebri kommt jederseits der dritte Gehirnnerv mit einer unregelmäßigen Reihe von Bündeln zum Vorschein. Sie ziehen sich von der Mittellinie schief nach caudolateral. Nach ihrem Zusammenlegen zu dem bandförmigen Stamm wendet sich dieser, nachdem er 4—5 mm der angedeuteten Richtung gefolgt ist, mit einer winkligen Umbiegung nasal.

Bei vielen Individuen sieht man an der Grenze zwischen Substantia perforata posterior und Crus cerebri noch ein, namentlich an Chrompräparaten deutliches, 3 mm breites Bündel über die Oberfläche sich etwas emporheben. Es kommt an der oralen Ponskante hervor und verschwindet am Oculomotoriusaustritte. An ganz frischen Gehirnen sieht man medial von diesem noch zwei zarte Bündelchen am Grunde der Fossa interpeduncularis. Ihre Spur verliert sich nach 4 mm langem Verlaufe vom oralen Ponsrande. Das übrige Areal der Substantia perforata posterior ist teils durch sagittal verlaufende Gefäßäste, sowie durch oberflächliche zarte Faserbündel in longitudinaler Richtung fein gefurcht.

Der Tractus peduncularis transversus — jener Faserzug, der in der seichten Grube beginnt, die sich im vorderen Drittel des Sulcus lateralis mesencephali befindet, knapp, wo der caudale Vierhügelarm unter den medialen Kniehöcker tritt, — ist etwa 3 mm breit und wendet sich in ventro-nasaler Richtung, über den Hirnschenkelfuß dahinziehend, gegen die Substantia perforata posterior. Je weiter er in seinem Verlaufe fortschreitet, um so mehr gibt er zwischen die Stränge des Hirnschenkels Fasern ab, so daß er von der Oberfläche völlig verschwindet, ehe er an den medialen Rand des letzteren gelangt.

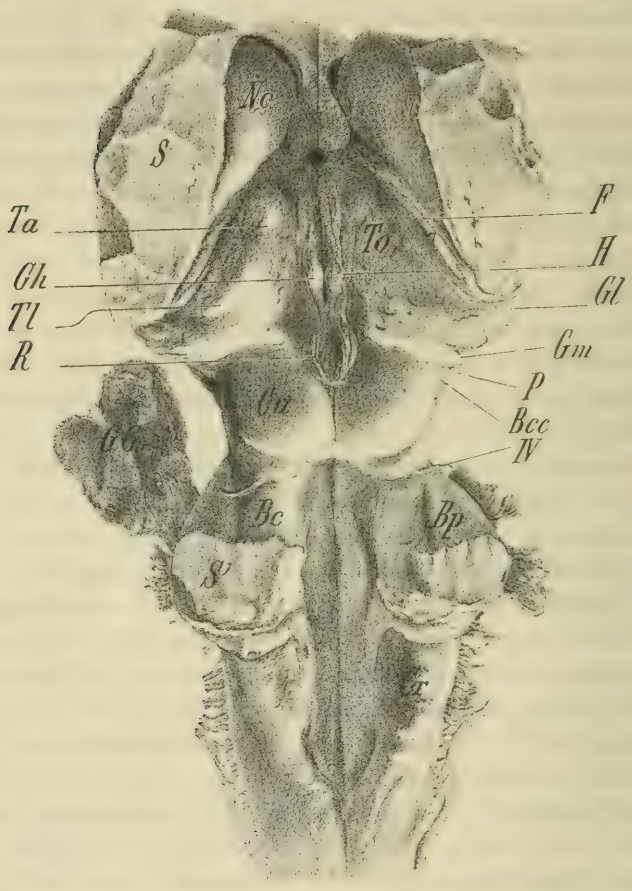
Im Mittelhirn liegt der Verbindungskanal des dritten Ventrikels mit dem vierten, der Aquaeductus cerebri. Seine Gestalt, am Metallabgusse abgelesen, ist die eines etwa 2 cm langen Bogenstückes, das ventral einen undeutlich ausgeprägten Längskamm — die orale Fortsetzung des Sulcus medianus Fossae rhomboidalis — und zwei schärfer entwickelte Seitenkämme aufweist. In der Mitte besitzt der Bogen zwei Verdickungen: die orale schmälere und höhere entspricht dem Abklatsche des unter dem vorderen Vierhügelpaare befindlichen Teils, der breitere und niedere dem des unter dem hinteren Vierhügelpaare liegenden Teils des Aquaeductus, beziehungsweise seiner ampullenförmigen Erweiterungen. Das caudale Ende des Bogenstückes, unter dem Ansatze des vorderen Marksegels gelegen, trägt an der Dorsalseite quere Eindrücke, das Negativ einiger Läppchen des Lobus centralis cerebelli. Das vordere Ende ist zu einer vertikal stehenden, 2 mm hohen, kaum 0,5 mm dicken Wand umgeformt, ehe es in den Ausguß des dritten Ventrikels übergeht. Hier befindet sich die engste Stelle des gesamten zentralen Kammersystems des Großhirns.

Diencephalon. Dorsal vom Nasalende des Sulcus lateralis mesencephali liegt das relativ große Corpus geniculatum mediale und zwar gerade an der Stelle, wo sich der Sulc. lamin. quadrig. transv. propr. und der Sulc. l. qu. trans. nasalis zu vereinen streben, als eine kugelige Prominenz von etwa 1 cm Durchmesser, die sich nasal mit wenig scharfer Grenze von der Caudalwand des Zwischenhirns bzw. vom Tractus opticus abhebt. Zu letzterem sieht man zarte, leichtgewellte Stränge ziehen. Nasal von dem genannten Ganglion steigt die Rückwand des Thalamencephalon steil zu einer wulstartigen, lateral gerichteten Erhöhung auf, die ventronasal in den bandförmigen Tractus opticus, medial in die sanft gegen die Mittellinie abfallende Dorsalfläche des Thalamus übergeht. Dieser Randwulst entspricht zum größten Teile dem Corpus geniculatum laterale. Seine mediale Region wäre mit dem Pulvinar hom. vielleicht identisch. Jedenfalls kann ein Pulvinar am Pferdehirn äußerlich nicht von dem lat. Kniehöcker getrennt werden.

Die weiße, von einem dünnen Faserbelage, dem Stratum zonale, überzogene Dorsalfläche des Thalamus opticus hat die Gestalt eines rechtwinkligen Dreiecks, dessen Basis caudal, dessen Spitze nasal neben der Mittellinie liegt. Innen wird sie an der Umbeugekante nach der medialen Thalamusfläche von der weißen, etwa 3 mm breiten Habenula, Stria medullaris oder Taenia thalami

umsäumt und lateral von einer tiefen Furche abgeschnitten, die Thalamus und Nucleus caudatus voneinander scheidet, Sulcus thalamo-striatus. Diese Furche beginnt ganz vorn am Foramen

Fig. 16.



Dorsalansicht des Hirnstammes eines 1jährigen Pferdes. Nach einer Photogr. Nat. Gr.
Nc Kopf des Nucleus caudatus; *S* Schnittfläche zwischen End- und Zwischenhirn; *Ta* Tuberculum anterius thalami; *Gh* Ganglion habenulae; *Tl* Tuberculum laterale thalami; *R* Rißlinie des Epiphysenschlauches am Conarium: *Ca* vorderer Vierhügel; *GG* Ganglion Gasseri; *Bc* Brachium cerebelli nasale; *S'* Schnittfläche durch die Kleinhirnschenkel; *To* Thalamus opticus; *F* Sulcus thalamostriatus; *H* Habenula; *Gl* Ganglion geniculatum laterale; *Gm* Gangl. genic. mediale; *P* Dorsalrand des Pes pedunculi; *Bcc* hinterer Vierhügelarm; *IV* Nervus trochlearis; *Bp* Brachium cerebelli mediale; *Cr* Corpus restiforme.

interventriculare, umkreist im $^3/_4$ Bogen den Thalamus bis in die Spitze des Lobus pyriformis, nimmt den Plexus lateralis und den Rand der Fimbria auf und birgt an ihrem Grunde einen weißen

Markstreifen, die Stria terminalis oder Taenia semicircularis, die jedoch oberflächlich nicht so hervortritt wie beim Menschen. Die nasale Spitze der dorsalen Thalamusfläche läßt ein deutliches, bohnenförmig vorragendes Tuberculum anterius erkennen. Oft kann man zwischen ihm und dem Corpus geniculatum laterale noch eine kleine, die Dreieckseite begleitende Erhöhung nachweisen — Tuberculum laterale, — die aber ebenso oft fehlen kann. Ebenfalls nicht konstant ist die Formierung eines dritten, oberflächlich aufscheinenden Hügelchens, das man zuweilen am Zusammenstoße beider Katheten, lateral von der Epiphyse, wahrzunehmen glaubt. Im ganzen ist aber die obere Thalamusfläche viel flacher als beim Menschen. Ihr fehlt auch ein Sulcus chorioideus.

Der dorsale Sulcus medianus mesencephali geht am Nasalende der Vierhügelplatte in eine trichterförmige Vertiefung über. Aus dieser Grube ragt die zapfenförmige, ziemlich große Epiphyse empor. Reißt man die häutige Decke des dritten Ventrikels ab, so bemerkt man an der Nasalfläche der Epiphyse zwei dünne Markplatten gegen die Zwischenhirnspalte herabsteigen und dort in zwei spindelförmige kleine Knoten übergehen, die sich weiter ohne Unterbrechung in jene oben erwähnte Markleiste fortsetzen, die wir an der Trennungskante der dorsalen und medialen Thalamusfläche als Stria medullaris oder Habenula kennen gelernt haben. Die weißen, 3 mm langen, etwa 2 mm dicken Nervenknoten entsprechen den Ganglia habenularum, die von ihnen zur Epiphyse ziehenden Markleisten den Zirbelstielen oder Pedunculi habenularum.

Die völlig glatte, mediale Fläche des Thalamus fällt von seinem mediodorsalen Rande senkrecht ab und ist mit der gegenüberliegenden durch die breite Massa intermedia verbunden. Der kaum 1 mm breite Zwischenhirnspalt wird so in einen Ringkanal umgewandelt, der den dritten Ventrikel oder die Zwischenhirnkammer darstellt.

Die Decke des Zwischenhirns, die also den dorsalen Abschluß der Zwischenhirnkammer bildet, bleibt zeitlebens auf der Stufe der embryonalen Wand des Hirnbläschens stehen; sie wird durch ein meist einzelliges, kubisches Epithel repräsentiert, das an der Stria medullaris der mediodorsalen Thalamuskante jederseits in diese übergeht. Die Epithelschicht erhält ihre Stütze durch die Tela chorioidea, die durch den Querschlitz des Gehirns an die Thalamusoberfläche gelangt und diese, ihrer Formation folgend, bis in die Gegend der Foramen interventriculare als Velum triangulare über-

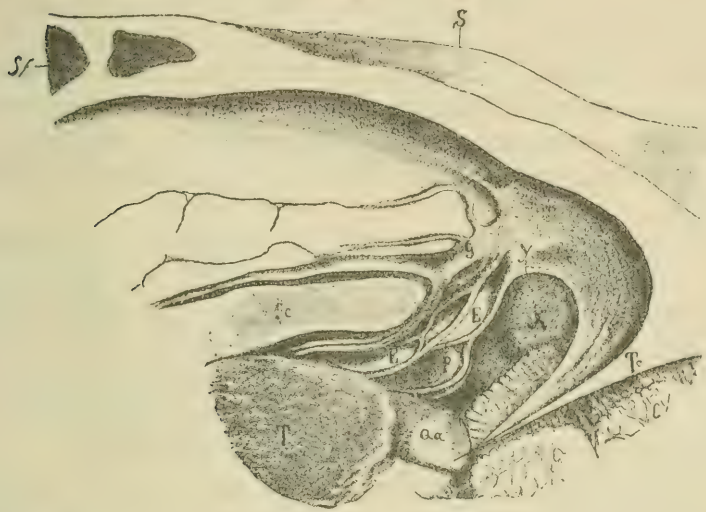
zieht. Der mediale Streifen des Velum triangulare trägt an seiner Ventralseite umfangreiche, bürstenförmige Gefäßzotten, die das Ependym vor sich herschiebend nach dem Lumen der Zwischenhirnkammer vordringen — Plexus medialis. Sein caudaler, über und vor der Epiphyse liegender Abschnitt stülpt sich zu einem individuell verschieden großen, gewöhnlich aber 2 cm langen, äußerst zartwandigen Blindsacke aus, der die Oralseite der Epiphyse in seine Wand mit einbezieht. Es ist der Epiphysenschlauch, Recessus suprapinealis, der von der Epiphyse ab in einem flachen Bogen dorsal in jenem bindegewebigen Septum gegen den Längsblutleiter aufsteigt, in welchem der Sinus rectus mit seinen vom Hirnstamme kommenden Nebenästen verläuft. Knapp ventral von der Epiphyse liegt in der Ventrikelwand ein zweiter kleiner Blindsack, der Recessus infrapinealis, der durch die Commissura posterior vom Eingange in den Aquaeductus Sylvii getrennt ist.

Die Basis des Zwischenhirns, Regio hypothalamica, ist zum größten Teile von der stark entwickelten Hypophyse bedeckt. Trennt man diese ab, so bemerkt man, wie die Fossa interpeduncularis nach vorn an einem herzförmigen, großen Körper ein Ende findet, der sich zwischen die nasalen Enden der Crura cerebri und der caudalen Kante der zusammenstoßenden Tractus optici einschiebt. Die caudale Partie dieses Körpers, das äußerlich meist ungeteilte Corpus mamillare ist schwach abgerundet, an der Kuppe meist etwas flachgedrückt. Bei vielen Individuen ist es durch die Hypophyse so stark in die Hirnbasis eingepreßt, daß es außen nicht vorragt, sondern ganz abgeplattet in einer Flucht in das Tuberculum cinereum übergeht; an andern Gehirnen finde ich es hingegen stärker prominent und undeutlich in zwei seitliche Portionen geteilt. Die orale Portion, das Tuber cinereum, ist beinahe ganz flach und trägt in der Mitte, knapp hinter dem Chiasma nervorum opticorum, eine von grauer Substanz umwallte Öffnung, die durch das Abtragen der Hypophyse entstanden ist. Es sind die Reste des beim Pferde verhältnismäßig großen Trichters. Betrachtet man die Zwischenhirnbasis von der Seite und zieht die Hypophyse etwas ab, so wird man gewahr, daß der Trichter als 8 mm langer, sich rasch verjüngender Schlauch von der caudalen Kante des Chiasma nach rückwärts über die Dorsalfläche der Hypophyse sich begibt und sich in diese erst in der Höhe der Kuppe des Corpus mamillare inseriert. Hier ist der Zwischenhirnboden am dünnsten, kaum 1 mm stark; auch die Gegend hinter dem Corpus mamillare wird nur von einer, median nur wenige Millimeter

dicken Markmasse gebildet, die seitlich allerdings durch den Thalamus sogleich mächtig verstärkt wird.

Die Tractus optici verlassen als drehrunde Stränge das Chiasma, werden von dem Momente an, wo sie unter dem Uncus verschwinden, ganz flach und wenden ihre Faserbündel, schon mit freiem Auge sichtbar, dem Corpus geniculatum laterale, zum geringen Teile auch dem Corpus geniculatum mediale zu.

Fig. 17.



Die Gegend des Epiphysenschlauches und des Tentorium cerebelli eines Pferdes, dessen Schädel etwa 1 cm links von der Mittellinie sagittal durchsägt wurde, nachdem zuvor das Gehirn in situ gehärtet worden war; etwas verkleinert.

Sf Sinus frontalis; *S* Crista parietalis; *Tc* Tentorium cerebelli; *C, C* Cerebellum; *V* oraler Pol des Kleinhirnwurmes; *Qa* vorderer Vierhügel; *T* Bruchfläche des linken Thalamus opticus; *Cc* Corpus callosum; *G* Sinus rectus; *E, E* Epiphysenschlauch, aufgebläht und von zahlreichen venösen Gefäßen umsponnen; *P* Epiphyse; *x* jene Stelle der medianen Wand des Occipitalhirns, an der es beim Pferde häufig zu Verwachsungen mit der gegenüberliegenden Cortexpartie kommt, weil die Hirnsichel sich nicht dazwischen schiebt; letztere endet caudal mit einem ausgeschweiften Rande bei *y*.

Die Hypophyse ist ein bohnenförmiger Körper von sehr wechselnder Größe. Die Breite schwankt zwischen 1,5 und 2,2 cm, die Dicke von 1 cm bis 1,6 cm und demgemäß das Gewicht von 1,2 bis 3,5 g. Ihre Ventralfläche ist eben, von dem Duraüberzuge weiß und trägt nasal manchmal ein kleines, kaum millimeterhohes Kegelchen, dessen Spitze im Os sphenoidale blind endet; es muß als Rest des Stieles der embryonalen Hypophysenausstülpung im Sinne Minots aufgefaßt werden. Die Dorsalfläche ist kugelig, nasal nieder, caudal

stumpf, wulstförmig vorgebaucht und im allgemeinen graubraun bis graurot gefärbt. In der Mitte trägt sie den Trichteransatz, der sich noch als weißliche Erhebung auf 3 bis 4 mm nach caudal fortsetzt. Von ihm zieht gegen den Caudalrand ein grauweißer, sich allmählich verbreitender Streifen, der bis zur Einsenkung der Hypophysis in die Dura mater verfolgt werden kann. Durch die Öffnung dieses Fortsatzes gelangt man in einen kleinen, kaum 3 mm breiten und 2—5 mm langen Lymphspalt, den Recessus hypophyseos ventr. tertii.

Auf Quer- und Sagittalschnitten lassen sich beide Teile durch ihre Färbung weit besser abgrenzen. Der weiße Markteil bildet die scheinbare Fortsetzung des Trichters in Gestalt einer dicken Keule oder eines Tropfens. Er beginnt am Trichter und endet mit seinem dicken Kopfe ventrocaudal an dem hinteren Umfange der Dura mater. Er stellt die dorsale Begrenzung des sogenannten Markteiles der Hypophyse dar, dem sich der dunkel gefärbte Drüsenteil seitlich anschließt.

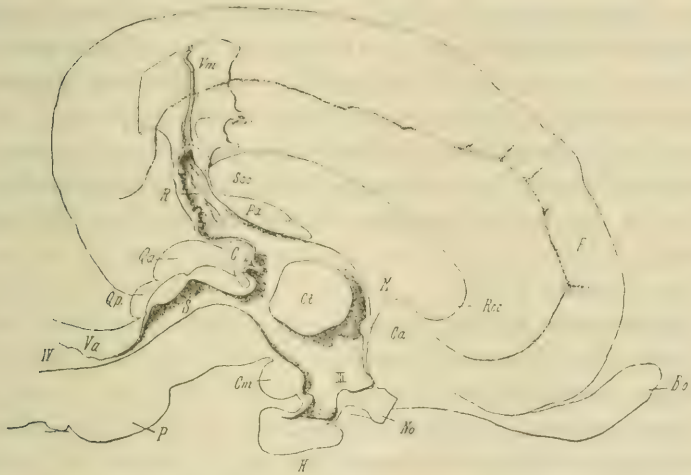
Der rotbraune Drüsenteil umfaßt ihn von vorn wie ein plumpes Hufeisen als kurzer Bogen. Anders ausgedrückt, es senkt sich der tropfenförmige Markteil von dorsal und caudal in die drüsige Portion ein. Eine lappige Gliederung läßt sich der Gestalt nach beim erwachsenen Individuum kaum ablesen; der als vorderer Lappen aufgefaßte Teil, der Abkömmling der Abschnürung der Mundbucht, umfaßt den vom Gehirn stammenden beinahe vollständig.

Die Zwischenhirnkammer ist ein ganz schmaler, sagittal gestellter Spalt, der sich als Ring um die Massa intermedia herumlegt und an seiner Peripherie mehrere Eingänge und Ausbuchtungen besitzt. Ich unterscheide vier Quadranten, von denen die beiden dorsalen der oberen Ventrikeletage der Autoren, die beiden ventralen der unteren Etage entsprechen. Der dorsonasale Quadrant liegt oberhalb der Commissura anterior und enthält links und rechts je eine Öffnung, die zu dem Seitenventrikel führt (Foramen Monroi). Der dorsocaudale Quadrant weist eine große dorsale Ausbuchtung, den oben erwähnten Epiphysenschlauch, Recessus suprapinealis auf. Knapp unter seinem Eingange gelangt man in einen kleinen Blindsack, den Recessus infrapinealis. Die übereinander liegenden Mündungen beider werden durch einen schwachen Querfaserzug, der wahrscheinlich einer Commissura habenularum entspricht, getrennt.

Hier schließt sich der ventrocaudale Quadrant an; von ihm gelangt man unterhalb der Commissura posterior in den Aditus ad aquaeductum, von welchem an der Ventrikelboden schräg nach

vorn gegen den ventronasalen Quadranten abfällt; dieser reicht vom Corpus mamillare bis zur Commissura anterior. Er ist der größte und enthält zwei ventrale Blindsäcke, die Höhle des Infundibulum und den Recessus opticus. Aus der Trichterhöhle zweigt der Überrest der embryonalen Hypophysenhöhle ab, die am erwachsenen Tiere nur einen kleinen, etwa linsenförmigen Spaltraum darstellt — Recessus Hypophyseos. Unmittelbar nasal vor der Trichterhöhle liegt an der Dorsalfläche des Chiasma nervorum opticorum der Recessus opticus, der in zwei spitz zulaufende Taschen

Fig. 18.



Medianschnitt durch das Gehirn eines erwachsenen Pferdes; Härtung im Schädel. 1/2 der nat. Gr.

IV vierter Ventrikel; *S* Aquaeductus Sylvii; *III* ventrale Etage des dritten Ventrikels; *Ct* mittlere Kommissur; *M* Foramen Monroi; *R* Recessus suprapinealis; *Ca* Commissura anterior; *Vm* Sinus rectus; *Va* Velum medullare anterius; *P* Pons; *Cm* Corpus mamillare; *H* Hypophysis; *No* Chiasma nerv. opticorum; *Bo* Bulbus olfactorius; *F* Fissura callosomarginalis; *Rcc* Genu corporis callosi; *Scc* Splenium corporis callosi; *Pa* Balkenwindung; *C* Conarium; *Qa* vorderer, *Qp* hinterer Vierhügel.

endigt, die auf den Ansätzen der Nervi optici an dem Chiasma liegen. Vom Recessus opticus steigt als orale Begrenzungswand des ventronasalen Quadranten die graue Schlußplatte, Lamina terminalis, bis zur Commissura anterior auf.

Am Ausgusse des dritten Ventrikels nimmt die Hauptmasse der Abklatsch des Recessus opticus und der des Infundibularteiles ein. Ersterer legt sich in dem mir vorliegenden Exemplare (siehe Fig. 45) als ein 1,5 cm langes, an der Basis 6 mm breites, längsgefurchtes Horn vorn dem Ausgußringe an. Letzterer läuft in einen kurzen

Dreifuß aus. Die vorderen spitzen Schenkel bildeten den Inhalt des Recessus opticus, der hintere mit seiner linsenförmigen Verdickung den der Hypophysenhöhle.

Ventral vom Ansatze des Epiphysenschlauch-Ausgusses steht eine kurze Warze nach caudal ab — das Negativ des Rec. infrapinealis. Der übrige Ausgußring ist ziemlich gleichmäßig dick und trägt an seiner zentralen Begrenzung eine scharfe Kante. Eine ähnliche Kante ist an der Peripherie des ventrocaudalen Quadranten vom Aditus ad aquaeductum bis zum Trichter zu finden. Am stärksten ist er an der Übergangsstelle nach den Seitenventrikeln, am dünnsten im ventrocaudalen Quadranten. Unterhalb des Zusammenhanges mit den Seitenventrikeln weist der ventronasale Quadrant eine kurze Querrinne oder Kerbe auf, als Abdruck der Commissura anterior.

Maße: Länge des Zwischenhirns von der Frontalebene des inneren Kniehöckers bis zur Commissura anterior 3,5 cm.

Größte Breite zwischen beiden Corp. gen. lateralia 5 cm.

Größte Höhe zwischen Corp. gen. lat. und Trichtergebiet 3,5 cm.

An der dorsalen Dreieckfläche des Thalamus opticus: Querkathete 2,4 cm.

Längskathete 2,7 cm.

Hypothenuse 3,5 cm.

Breite der Epiphyse 0,7 cm,

Länge der Epiphyse 1 cm,

Breite der Stria medullaris 3 mm,

Länge des Tuberculum anterius 1 cm,

Breite des Tuberculum anterius 0,7 cm,

Länge des Tuberculum laterale 1,4 cm,

Breite des Tuberculum laterale 0,7 cm,

Länge des Ganglion habenulae 0,6 cm,

Dicke des Ganglion habenulae 0,4 cm,

Höhe des Corpus gen. mediale 1 cm,

Breite des Corpus gen. mediale 0,6 cm,

Breite des Tractus opticus vor dem Sulc. lat. mesenc. 0,8 cm,

Breite des Tractus opticus hinter dem Chiasma 0,5 cm,

Durchmesser der Massa intermedia 0,5 cm,

Breite des Tuber cinereum 1,5 cm,

Länge des Tuber cinereum 1,8 cm,

Breite des Infundibulum 0,8 cm,

Länge des Infundibulum bis zur Inserierung an die Hypophyse 0,6 cm,

Breite des Corpus mamillare 1 cm,
Breite des Chiasma opticum 1,2 cm,
Länge des Chiasma opticum 0,8 cm,
Dicke des Chiasma opticum 0,4 cm.

Telencephalon. Wenn wir die Oberflächengestaltung der Großhirnrinde eines erwachsenen Pferdes betrachten, so bietet sich uns eine so verwirrende Fülle von schlangenartig und winkelig verlaufenden Furchen und Windungen dar, daß es tatsächlich schwer fällt, uns nur einigermaßen zu orientieren. Es ist schon eine gewisse Mühe notwendig, um der Auffassung der verschiedenen Schemen gerecht werden zu können. Die Feststellung der Hauptfurchen in ihren gröbsten Zügen ist allerdings bei einigem Nachsuchen leichter möglich. Darüber hinaus aber gibt es eine so beträchtliche Menge von Neben- und Parallelfurchen, Übergangswindungen und Variationen, daß das Herauslesen des Grundplanes der Architektonik ganz wesentlich erschwert sein kann. Hinsichtlich ihrer Details verweisen die meisten einschlägigen Arbeiten entweder auf das Carnivorenhirnschema, ohne sich mit einer tatsächlichen Übertragung abzumühen, oder sie wenden diesem Punkte als nebensächlich überhaupt keine Aufmerksamkeit zu.

Als Beweis der Schwierigkeiten einer durchgreifenden Schematisierung möchte ich nur den Umstand erwähnen, daß man heute nicht einmal über die Lage der Fissura cruciata (Schellenberg), Fiss. Sylvii (Holl) und Fiss. suprasylvia (Bradley) zu einer einheitlichen Auffassung gelangen konnte. Die Rückführung des Furchenschemas des Pferdehirns auf dasjenige der Carnivoren selbst in seinen Hauptzügen hat immer etwas Gewaltsames und ist in seinen letzten Konsequenzen vielfach gar nicht möglich. Der Abstand zwischen beiden Objekten ist ein ganz beträchtlicher; er ist aber überbrückt worden, und das konnte ohne wesentliches Schematisieren nicht geschehen. Schon die starke Vergrößerung des Längendurchmessers des Großhirns gegenüber dem viel kürzeren Hundegehirn trägt dazu vieles bei. Rein objektiv genommen, sind die Windungen des Pferdehirns keine Bogenwindungen, sondern winkelig gebrochene, vielfach geteilte Windungszüge. Bogenwindungen bleiben sie nur im genetischen, nicht im formalen Sinne. Sie verlaufen nicht im Bogen um eine Sylvische Furche, sondern sind mehr oder weniger longitudinal gestellt, namentlich die weiter dorsal liegenden. Dagegen vermag der Hollsche Einwand wenig, daß der Scheitelanteil der Bögen, wie bei den Ungulaten überhaupt, stark gekrümmt ist.

Das Pferd macht eine Ausnahme; denn seine vierte Bogenwindung hat keinen Scheitelanteil, weil sie früher endet, und die erste hat nach Holls eignem Ausspruche den Charakter einer Bogenwindung verloren. Endlich findet man die homologisierten vier Bogenwindungen an manchen Stellen — laterocaudal und mediocaudal — auf ein so großes Areal verbreitet, daß man innerhalb desselben neue selbständige Furchen annehmen mußte, die sich trotz aller Mühe nicht homologisieren lassen.

Viele der gangbaren Schemen unterstützen unsre Bestrebungen, uns in dem Labyrinth zurechtzufinden, nicht genügend. Entweder sind sie zu einfach — ein Vorwurf, der dem von Ellenberger gegebenen vielleicht nicht zu ersparen ist — oder sie sind zu gewaltsam. Der Theorie zuliebe wird das Objekt in die gewünschte Form gepreßt. Schellenberg findet die Gliederung des Stirnendes der Hemisphärenpole der Ziege demjenigen des Menschen ähnlich. In der konsequent durchgeführten Homologisierung überträgt er sie auch auf die entsprechende Rindenformation des Pferdes. Wenn ihm die gewünschte Übertragung vom Menschen auf die Ziege zugegeben werden soll, so kann dies nicht beim Pferde geschehen. Morphologisch das Stirnhirn des Menschen mit dem des Pferdes zu vergleichen, entbehrt jeder Begründung. Es stimmt daher das Schema bei aller Toleranz mit den objektiven Befunden nicht überein. Ein andrer weniger prinzipieller Einwand ist der, daß manche Schemen — namentlich dasjenige der Lateralfläche — so crude gezeichnet sind, daß sie beinahe kaum eine Ähnlichkeit mit dem Pferdehirn erkennen lassen.

Aber selbst dann, wenn man durch aufmerksame Präparation vieler Gehirne in die Lage gekommen ist, sich über die Hauptmomente des Furchenplanes Rechenschaft zu geben, kommt man nicht über jene zahlreichen Fragepunkte hinaus, welche der persönlichen Auffassung unterliegen, und wir begreifen nun erst die Schwierigkeiten, die sich einer klaren Sichtung dieser Verhältnisse entgegenstellen. Wir erkennen zwar auch beim Pferde die für alle Säugetiere geltenden Homologien — Medianspalt, Fissura chorioidea, Fissura hippocampi und Fissura rhinalis; wir erkennen ferner, daß die Homologisierung mit dem Carnivorengehirn das vorteilhafteste Verfahren ist, um so mehr, als Martin wenigstens für das Rinderhirn gezeigt hat, daß ein solcher Vorgang auch vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkte begründet ist. Daneben aber bleiben eine ganze Reihe von Fragen trotz der regen Aufmerksamkeit, die man dem

Gegenstande geschenkt hat (Kükenthal, Ziehen, Turner, Clarke, Smith, Martin, Holl, Schellenberg usw.) offen, so daß unsre Schematisierungen als unvollkommen oder nicht ausreichend angesehen werden müssen. Selbst bei der versuchten groben Einteilung nach Lappen ergeben sich uns eine Menge von Einwänden.

Schon die Frage nach denjenigen Momenten, die eine Abgrenzung einzelner Rindenteile leisten sollen, birgt deren eine ganze Reihe in sich. Wenn beispielsweise Schellenberg den von Ellenberger gegebenen Begriff des Occipitalhirns weiterfaßt und ihm nicht nur jene Partie zuzählt, die durch den Sulcus occipitotemporalis und collateralis abgegrenzt ist, sondern auch jene, die caudal von einer den Balkenwulst tangierenden Frontalebene abgeschnitten wird, so ist dem gewiß eher zuzustimmen. Ellenberger hat aber schon früher diesem Umstande Rechnung getragen und einen anatomischen kleineren Occipitallappen von einem funktionellen größeren unterschieden (S. 757 der neuesten Auflage seines Handbuches). Wir müssen für ein größeres Occipitalfeld eintreten, wenn wir bloß die Einstrahlungsgebiete des Gratioletschen Bündels in Betracht ziehen. Leider ist aber auch damit noch kein Abschluß gegeben, da die anatomische Abgrenzung eines Sehrindenareals noch nicht bekannt ist.

Das dem rein morphologischen Einteilungsprinzip in vieler Hinsicht weit überlegene physiologische zeigt gerade hier sehr bald seine Grenzen. Schellenberg will aus dem feineren Baue der Sigmoidalrinde der Carnivoren und Ungulaten homologe Rindenfelder erschließen. Das Ergebnis seiner Bemühungen ist noch ausständig. In den alten Auflagen von Franks »Anatomie der Haustiere« sind die von Marcacci durch elektrische Reizung herausgefundenen motorischen Rindenfelder ins Schema des Schafgehirns als scharfe Kreise eingetragen, die ganz vorn im Stirnhirn zu beiden Seiten der Fissura coronalis liegen. Ähnliches stellte Arloing am Pferdegehirn im Jahre 1878 dar, welcher fand, daß die Faradisation der die Fissura cruciata umgebenden Rindenpartien keine Bewegungserscheinungen nach sich zog. Diese genaue Lokalisierung der motorischen Zentren gewisser Muskelgruppen bei den Ungulaten ist nach dem, was ich seinerzeit im Verein mit Kreidl am Pferde und später teils allein, teils in Verbindung mit Margulies an der Ziege und am Schafe gesehen habe, jedenfalls im hohen Grade einer Nachprüfung bedürftig. Ziehen, der Gelegenheit hatte, eine elektrische Rindenreizung beim virginianischen Opossum zu machen, betont die teilweise Überdeckung der gefundenen Zentren.

Wollte ich nach den mir zugänglichen Befunden eine motorische Zone beim Pferde umschreiben, so müßte ich vorläufig beinahe das ganze Stirnhirn und Parietalhirn bis zur Sehrinde mit einbeziehen. Eine solche Behauptung ginge aber entschieden zu weit, solange sie nicht durch exakte Untersuchungen unterstützt wird. Eine gewisse Übereinstimmung dieser funktionell homologen Rindenpartien in dem Sinne, daß wir in der Hirnrinde des Pferdes vorwiegend ein sensitivmotorisches Rindenfeld in der vorderen Hemisphärenhälfte und ein vorwiegend sensibles in den hinteren Abschnitten der Hemisphären annehmen, ist gewiß nicht zu leugnen. Wir können noch weiter gehen und sagen, daß jeder, dem es darum zu tun ist, bei einem beliebigen Säuger Muskelzuckungen von der Hirnrinde aus hervorzurufen, zunächst jenes Gebiet freilegen und abtasten wird, das der vorderen Dorsolateralfläche der Hemisphären entsprechen wird. Man wird dabei mit Recht eine gewisse Aufeinanderfolge der drei motorischen Hauptzentren, wie Hinterbein, Vorderbein und Facialisgebiet erwarten dürfen, der nach der von Ziehen gegebenen Formulierung bei den Primaten ein transversaler, bei den Carnivoren ein Übergang zu den longitudinalen und bei den niederen Säugern ein longitudinaler Typus anhaftet. Die Anordnung der Motilitätszentren kann aber doch ganz wesentliche Abweichungen erleiden, wie bei den Nagern, bei denen das Vorderbeinzentrum vor dem Hinterbeinzentrum sich befindet. Nach dem Arloingschen Schema wäre beim Pferde sogar noch eine weit stärkere Verschiebung anzunehmen. Jedenfalls aber dürfte dieses Tier, wie das Schaf, hinsichtlich der Zahl der motorischen Zentren wahrscheinlich unter dem Hunde stehen. Gewiß ist, daß es falsch wäre, sich diese Zentren so erstaunlich fein differenziert vorzustellen, wie sie am Gehirn der Menschen, der höheren Affen oder selbst noch des Hundes vorkommen. Aber selbst, wenn unsre Kenntnisse der Lokalisation dieser Zentren am Ungulatenhirn viel weiter vorgeschritten sein werden, wie sie es zurzeit sind, dürfte ihre Verwendung zur exakten Abgrenzung funktionell homologer Gebiete immer noch nicht möglich sein. Die erwiesene Überlagerung einzelner Zentren, die nicht durch eine Linie sondern durch gemischte Zonen begrenzt gedacht werden müssen, ihre verschiedene Bedeutung für homolaterale und kontralaterale Bewegungen bei verschiedenen Tieren, ihre innige Verquickung mit sensiblen Arealen, endlich die bis heute noch nicht endgültig entschiedene Funktion der Pyramidenbahn geben Gründe genug dafür ab.

Nicht viel besser geht es uns bei der Betrachtung der corti-

calen Endigung der Geruchsbahn. Der Brocasche Vorschlag, den gesamten Gyrus fornicatus in das Geruchszentrum mit einzubeziehen, hat sich nicht halten können, da er die Inkongruenz zwischen Entwicklung dieser Windung und der rudimentären Entwicklung des übrigen zentralen Geruchsapparates nicht zu erklären vermochte. Es gilt das auch gegenüber der Wiederbenutzung des Brocaschen Schemas durch Lèsbre und Forgeot.

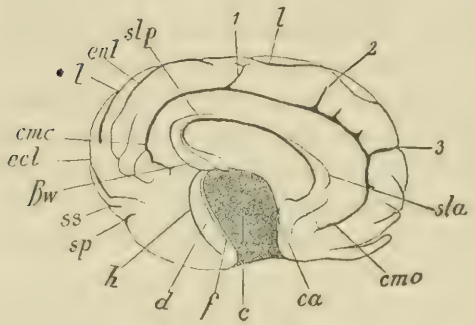
Edinger spricht sich in seinen Vorlesungen dahin aus, daß ihm die Zugehörigkeit des Gyrus fornicatus zum Riechhirn zweifelhaft sei, und Ziehen ist der autoritative Vertreter jenes Standpunktes, daß sowohl eine physiologische Charakterisierung wie auch eine scharfe anatomische Definition des Riechhirns zurzeit nicht möglich ist; die Bezeichnung Riechhirn dient nur zur oberflächlichen topographischen Orientierung. Für diesen Zweck ist der Begriff Rhinencephalon nur auf jene basalen Hemisphärenteile übertragen worden, welche vor dem Chiasma opticum ihre Lage haben, als: Pars anterior Rhinencephali mit dem Bulbus, Tractus olfactorius und dem Trigonum olfactorium, und Pars posterior mit der Substantia perforata anterior und dem Gyrus subcallosus.

Endlich wäre als Hauptmoment die zuerst von Ziehen ins Treffen geführte Tatsache zu betonen, daß bestimmte Funktionszentren nicht immer gleichmäßig um bestimmte Lappen und Furchen lokalisiert sind. Vollends im Stiche läßt die physiologische Orientierung in den Regionen des nasalen Hemisphärenteils. Es genügt bloß die ungemein vorsichtige Fassung von Anton über die Bedeutung des Stirnhirns beim Menschen zu lesen, um sich zu hüten, eine solche desjenigen der Säugetiere funktionell und danach topographisch umgrenzen zu wollen. Diese wenigen Beispiele mögen zeigen, daß ein physiologisches Einteilungsprinzip der Großhirnrinde uns nicht genügen kann, am allerwenigsten beim Pferde, bei dem wir mit Ausnahme weniger experimentalphysiologischer Daten ganz auf Analogieschlüsse angewiesen sind.

Ähnliches gilt teilweise auch von der Verwendung der anatomischen Gliederung des Hirninnern in seinen Beziehungen zur Rinde. Bleiben wir z. B. bei der gebräuchlichen Supposition, daß als Inselgebiet jener Rindenteil definiert werden müsse, der dem Claustrum anliegt, so hätten wir damit allerdings einen festen Anhaltspunkt für die Ausdehnung dieses Areals gefunden. Allein die Homologieverhältnisse der dritten und vierten Bogenwindung werden dadurch nicht weiter gebracht, und außerdem wird die Nomenklatur der ersten und zweiten

Bogenwindung so verschoben, daß sie ganz aus dem Zusammenhange mit den in der Literatur niedergelegten Bezeichnungen gedrängt wird. Wollen wir also zu einem Schlusse kommen, so müssen wir hervorheben, daß uns bei der Klassifizierung der Windungen, Furchen und Lappen des Pferdegehirns noch mehr wie bei jener andrer gyrencephaler Tiere ein einheitliches Einteilungsprinzip fehlt. Die gewünschten Homologien werden zuletzt vorwiegend aus dem Vergleiche der Örtlichkeit, Tiefe und Konstanz der betrachteten Gebilde erschlossen, dabei aber korrigiert werden müssen durch die Ergebnisse der entwicklungsgeschichtlichen und physiologischen Methode. Durch die Heranziehung aller dieser Faktoren hat sich, trotz wesentlicher Einwände berufener Autoren, seit der grundlegenden Stellungnahme Ellenbergers in dieser Frage ein Schema der Oberflächengestaltung der Großhirnrinde des Pferdes herausgebildet, das wir als das gebräuchlichste bezeichnen wollen. Diese Resultierende soll mit einigen mir notwendig erscheinenden Beifügungen als Grundlage unsrer Betrachtungen dienen. Als Stütze des Textes verwende ich Pausen von Photogrammen, in denen die angedeuteten Linien des Schemas zugunsten der natürlichen Formation zurücktreten müssen.

Fig. 19.



Furchenplan der Medialseite des Großhirns eines Pferdefötus von 56 cm Länge. Nat. Gr.

c Schnittfläche des Zwischenhirns zur Entfernung des Hirnstammes; *ca* Commissura anterior; *cmo* orales Ende der Fiss. callosomarginalis; *sla* Fiss. sublimbica anterior; *3*, *2*, *1* Radiäraste der Fiss. callosomarginalis; *l*, *l* Fiss. lateralis; *slp* Fiss. sublimbica posterior; *enl* Fiss. entolateralis; *cmc* caudales Ende der Fiss. callosomarginalis; *ecl* Fiss. ectolateralis; *ßw* Balkenwindung; *ss* Caudalende der Fiss. suprasylvia; *sp* Caudalende der Fiss. postrhinalis; *h* Fiss. hippocampi; *d* Gyrus dentatus; *f* Fimbria.

Zur leichteren Orientierung beginne ich mit dem Gehirn eines Pferdefötus von 56 cm Nasenschwanzspitzenlänge. Der Stirnpol der Hemisphäre war vom Ende des Sacralmarkes 38 cm entfernt. Letzteres lag 3 cm caudal vom Ansatze des inneren Darmbeinwinkels, also noch im Bereiche der Schwanzwurzel.

Die Orientierung an dem jungen, bereits gefurchten Großhirne, dessen Furchenverhältnisse ohne Hinweglassungen in den nach-

stehenden Figuren wiedergegeben sind, war deswegen eine einfache, weil die Entwicklung der Nebenfurchen noch wenig begonnen hatte.

Länge der Hemisphäre 5 cm.

Medianfläche. Der Sulcus corporis callosi ist noch sehr seicht, verhältnismäßig am tiefsten in seinem genualen Anteile ausgeprägt; sowohl dort, wie auch am Splenium des Balkens ist er von einer ganz seichten Nebenfurche begleitet; ihr nasaler Anteil entspricht der Fissura sublimbica anterior, die caudale der Fissura sublimbica posterior; ein Verbindungsstück beider Teile ist bereits angedeutet.

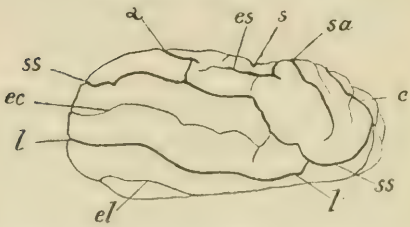
Weiter peripher umkreist die Fissura callosomarginalis in einem Abstande von 4 mm den Balken. Sie beginnt ganz nahe der Hirnbasis mit einer Gabelung und wendet sich mit ihrem caudalen Ende an die Vierhügelfläche der Hemisphären, wo sie sich in zwei kurze Ausläufer spaltet, beziehungsweise mit der Fissura entolateralis in Verbindung tritt. An der Konvexität dieses Linienbogens, dessen nasalen Abschnitt Flatau-Jacobson mit der Fissura genualis identifizieren, zweigen mehrere kurze Radialstrahlen von der Mantelkante ab, von denen nur einer, ganz nasal gelegener, diese auch einschneidet. Er wäre als Sulcus cruciatus aufzufassen. Von dem Mittelstück steigt gleichfalls ein ziemlich tiefer Ast auf, der bis zur Mantelkante geht. Da auch er noch keine weitere Verbindung besitzt, kann er nur mit Wahrscheinlichkeit der Fissura transversa von Schellenberg homolog erklärt werden. Am Caudalende der Medianfläche ragen noch die Enden der Fissura entolateralis, lateralis, ectolateralis und postrhinalis herein, die alle am Gyrus hippocampi auslaufen. Am weitesten dringt die vorletzte vor, wogegen die Fissura lateralis an der Umbeugekante der Hemisphärenseitenfläche endet. An der Innenseite des Gyrus hippocampi ist eine Fissura hippocampi neben dem Gyrus dentatus deutlich ausgeprägt; sie beginnt am hinteren Ende des Balkenkörpers und endet an der Innenseite des Lobus pyriformis, noch ehe sie die Gehirnbasis erreicht.

Dorsalfläche. Ganz innen am Caudalpole der Hemisphäre verläuft zur Medianspalte nahezu parallel die kleine Fissura entolateralis; von ihrer früher erwähnten caudalen Vereinigung mit der Fissura callosomarginalis steigt ein dünner Furchenast dorsonasal auf, der vielleicht als die Anlage einer Fissura postsplenialis angesehen werden kann. Außen von der Fissura entolateralis folgen

nacheinander die Fissura lateralis, ectolateralis, suprasylvia und ectosylvia.

Die erste verläuft ziemlich gestreckt, fast parallel zur Mantelkante, und verbindet sich am vorderen Drittel der Hemisphäre oberflächlich durch eine ganz seichte Furche mit der Fissura suprasylvia. Die zweite ist ebenfalls in ihrem caudalen Anteile noch gestreckt, vorn jedoch mehr winklig geknickt und endet an der Vereinigungsstelle der beiden ebengenannten Furchen. An der linken Hemisphäre greift sie mit einem Nebenaste zur Fissura suprasylvia über. Die dritte ist noch mehr im Zickzack verlaufend und zugleich die längste. Sie beginnt ventromedial am Gyrus hippocampi an der Kleinhirnfläche der Hemisphäre, umgeht den caudalen Hemisphärenrand, schlängelt sich dann, schief über die Seitenfläche dorsonasal aufsteigend, im vorderen Drittel der Hemisphäre bis nahe zur Mantelspalte und wendet sich am Stirnhirn wieder nasolateral, endlich ventrolateral der Fissura Sylvii zu. Sie umkreist also die ganze Hemisphäre. Von ihrer Kantennähe angefangen, ist der absteigende Schenkel schon in diesem frühen Stadium von einer Kette von Nebenfurchen begleitet, so daß es nicht möglich ist, zu behaupten, daß er der Fissura praesylvia entspricht. Eine Verwechslung mit einem Processus anterior fissurae Sylvii wäre möglich, eine solche mit der Fissura diagonalis jedoch ausgeschlossen.

Fig. 20.



Furchenplan der Dorsalseite der Großhirnhemisphäre eines Pferdefötus von 56 cm Nasen-Schwanzspitzenlänge. Nat. Gr.

l Fissura lateralis; *ss* Fiss. suprasylvia; *c* Fiss. coronalis; *sα* Fiss. sylvia anterior; *s* Fiss. sylvia; *es* Fiss. ectosylvia; *α* H-Furche von Flatau-Jacobson; *ec* Fiss. ectolateralis; *el* Fiss. entolateralis.

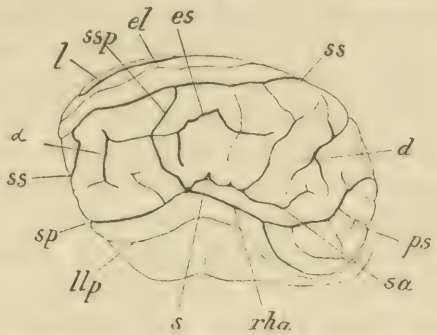
Die Fissura ectosylvia ist in der Dorsalansicht der Hemisphäre nur unvollkommen zu überblicken.

Lateralfläche. An ihr fällt auf, daß der von einer wohlentwickelten Fissura rhinalis als Riechhirn abgetrennte Hemisphärenteil weit höher dorsal hinaufreicht, als dies am erwachsenen Tier der Fall zu sein pflegt. Die Furchenbildung ist hier schon komplizierter und daher schwieriger zu klassifizieren. Betrachten wir den Caudalschenkel der Fissura rhinalis näher, so sehen wir, wie der ganze Rand jenes Hemisphärenteils, der sich dorsal von ihr befindet, wie ein dicker Saum über sie herabhängt; hebt man ihn empor, so

gelangt man in einen tiefen Spalt, der nach Flatau-Jacobson dem Processus posterior fissurae Sylvii entspricht. Die mediale Wand des Spaltes, die Insula, ist noch nicht zu Falten differenziert wie am erwachsenen Tiere, sondern völlig glatt.

Nahezu in der Mitte der Fissura rhinalis bildet diese eine ventral gerichtete Knickung; gerade an dieser Stelle tritt ein vom Stirnhirn herabkommender Windungszug unter dem Ventralrand des Hirnmantels. Der Mantelrand ist an dem Orte des Untertauchens der genannten Windung in die Tiefe mit mehreren Kerben versehen, die oder von denen eine mit der Fissura Sylvii zu identifizieren sind. Die nach rückwärts ziehende Fortsetzung des Spaltes ist der Processus posterior fissurae Sylvii, die dorsonasal abgehende Verlängerung der Processus anterior dieser Furche. Er ist in der Figur durch einen Windungszug unterbrochen.

Fig. 21.



Furchenplan der Lateralseite der Großhirnhemisphäre eines Pferdefötus von 56 cm Nasen-Schwanzspitzenlänge. Nat. Gr.

s Fissura sylvia; *rha* Fiss. rhinalis anterior; *sa* Ramus anterior Fiss. sylviae; *ps* Fiss. praesylvia; *d* Fiss. diagonalis; *ss* Fiss. suprasylvia; *es* Fiss. ectosylvia; *el* Fiss. ectolateralis; *ssp* Fiss. suprasylvia posterior; *l* Fiss. lateralis; *α* H-Furche nach Flatau-Jacobson; *sp* Fiss. sylvia posterior; *llp* Längsfurche des Lob. pyriformis.

Vor ihm, als ventrale Grenzlinie der zur Insel strebenden Windung, geht eine andre tiefe Furche nasodorsal zur Mantelkante, die der Fissura praesylvia und coronalis entsprechen dürfte. Hinter ihm zieht ebenfalls eine tiefe Furche quer über den Rindenmantel, die sich mit der Fissura suprasylvia verbindet und wohl als Fissura diagonalis aufzufassen ist. Endlich trifft man dorsal von der Gegend der Fissura Sylvii, diese im Zickzack umgehend, noch eine Furche, die mit der Fissura ectosylvia zu identifizieren wäre. Vollständige Sicherheit konnte über diese Annahme nicht gewonnen werden, weil sie als tiefe Furche zu einer Fissur führt, die vielleicht der Nebenfurche *a* von Flatau-Jacobson entsprechen dürfte. Sie ist von einem Vertikalschenkel der Fissura suprasylvia, nämlich der Fiss. suprasylvia posterior dieser Autoren gekreuzt. Eine weitere Spezialisierung an den vorliegenden Hemisphären ist namentlich an seinem Stirnpol kaum möglich, weil zu bedeutende Asymmetrien bestehen;

sie sind beispielsweise so groß, daß auf der nicht abgebildeten Hemisphäre die vermutlichen Analoga der Fissura ectosylvia und Fissura *a* Flatau-Jacobson als gestreckte, einheitliche Furche verliefen, die zu den caudalen zwei Dritteilen der Fissura suprasylvia vollkommen parallel gerichtet waren; dadurch wurde die Vorstellung ungemein deutlich, daß die caudalen Rindenabschnitte durch fünf Parallelfurchen in sechs ganz gestreckte, längs verlaufende Wülste zerfielen, die aber im Stirnhirn durch eine Reihe unregelmäßiger, vorwiegend quergeordneter und S-förmiger Windungen abgeschlossen wurden.

An der Basis des Großhirns ragen die Bulbi olfactorii stark hervor. Eine als Trigonum olfactorium aufzufassende Erhebung ist gleichfalls gut entwickelt, an ihr jedoch die Differenzierung der Riechwurzeln mit der Lupe noch nicht nachweisbar. Lateral von dem Tuber cinereum, das sich wie eine wohlumschriebene Halbkugel aus dem Boden des Zwischenhirns vorwölbt und von den Tractus optici umgürtet ist, geht das Riechhirn in die sehr breiten Lobi pyriformes über, die bereits an ihrer Lateralfläche durch einen Sulcus longitudinalis gyri pyriformis gefurcht sind.

So sehr die Asymmetrie des seitlichen Furchenplans des Pallium uns von einer vollständigen Erörterung der Windungsverhältnisse abzusehen zwingt, so möchte ich doch auch diesen Gegenstand kurz berühren, weil die relativ klare Anordnung der übrigen Furchen uns eine nicht zu verachtende Erleichterung in die Hand giebt. Durch die zahlreichen Seitenäste und Nebenfurchen des Gehirns des erwachsenen Individuums können diese Verhältnisse nicht so klar zutage treten wie hier.

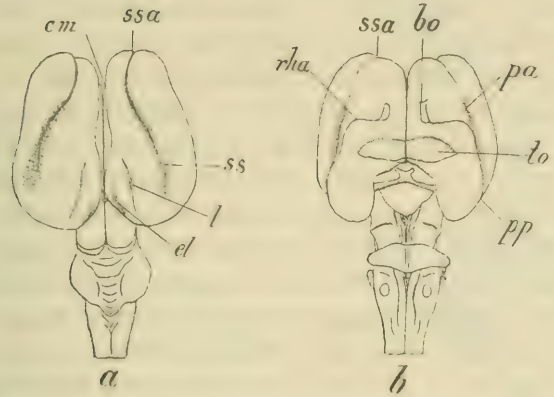
Über den Gyrus sylviacus und Gyrus ectosylvius kann nur ausgesagt werden, daß beide zusammen selbst an diesem jungen Gehirn bereits ein so vielfach geteiltes Windungskonvolut bilden, daß die Schwächen der Einkleidung des equinen Furchenschemas in das der Carnivoren auf das gröbste empfunden werden.

Der Gyrus suprasylvius, zwischen Fissura lateralis und Fissura suprasylvia, beziehungsweise deren oraler Fortsetzung, der Fissura coronalis, ist wenigstens in seinem medialen und seinem caudalen Teile als eine gedoppelte Windung zu überblicken, die im oralen Drittel sich der Mantelkante nähert und dort durch eine tiefe Furche abgeschnitten wird; welches Windungsstück als seine orale Fortsetzung aufzufassen ist, kann nach dem Präparate nicht gesagt werden.

Der Gyrus marginalis zwischen Fiss. lateralis und Fiss.

callosomarginalis ist der größte und bestausgebildetste. Er zieht der Mantelkante entlang über die ganze Hemisphäre. Sein caudaler Beginn ist an der dorsomedialen Region des Gyrus hippocampi zu finden; von dort steigt er, durch die Fissura entolateralis in zwei Längsgyri geteilt, nach aufwärts und nasal, wird in der Gegend des medialen Tiefenastes der Fissura callosomarginalis ganz schmal, weiter vorn wieder breiter, am Stirnpol der Hemisphäre durch die Anlage der Fissura cruciata eingekerbt und tritt dann seitlich nicht mehr von der Fissura lateralis, sondern von der Fissura suprasylvia

Fig. 22.



Gehirn eines Pferdefötus von 30 cm Nacken-Steißlänge. 5/6 der nat. Gr.

a Dorsalansicht.

cm Fissura callosomarginalis; *ss* Fiss. suprasylvia; *ssa* orale Umbiegung derselben; *l* Fiss. lateralis; *el* Fiss. entolateralis.

b Ventralansicht.

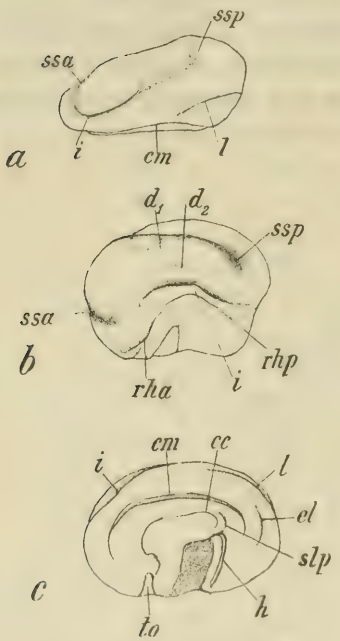
rha Fiss. rhinalis anterior; *bo* Bulb. olfactorius; *pp* Fiss. postrhinalis; *pa* vermutliche Anlage des Ramus anterior fiss. sylviae; *to* Trigonum olfactorium.

begrenzt, in ein Konvolut von Querwindungen ein, die den Stirnpol der Hemisphären bedecken.

Zentral von ihm, ganz an der Medialseite der Hemisphären, liegt zwischen Fiss. callosomarginalis und Sulc. corporis callosi der Gyrus fornicatus; caudolateral gehören zu seiner Begrenzung noch das Endstück der Fissura ectolateralis und des Processus posterior fissurae Sylvii. Es ist ein ununterbrochener Windungszug, an dem man schon in diesem Stadium die übliche Dreiteilung durchführen kann: Ein vorderes Drittel, zwischen der Pars anterior fissurae callosomarginalis und dem Balkenknie gelegener Anteil, der Gyrus genualis; ein mediales, zwischen dem Mittelstück der Fissura

callosomarginalis und dem Balkenkörper liegend, den Gyrus cinguli; endlich ein drittes, caudal gegen die Hirnbasis sich bewegendes, der Gyrus hippocampi und Lobus pyriformis. Am Übergange des Gyrus cinguli in den Gyrus hippocampi ist eine Einengung, ein Isthmus Gyri fornicati bereits angedeutet. Auch sieht man am Balkenwulste anscheinend von der Fissura sublimbica noch eine kleine Windung abgeschnitten, die unter den Balkenwulst geht, die Balkenwindung, Gyrus callosus. Eine Gliederung der oralen Gegend des Gyrus hippocampi ist makroskopisch noch nicht möglich.

Fig. 23.



Hemisphaerium eines Pferdefötus von 30 cm Nacken-Steißlänge. 5/6 der nat. Gr.

a Dorsalansicht.

cm Fissura callosomarginalis; *l* Fiss. lateralis; *i* Kantennähe der Fiss. suprasylvia; *ssa* orale Umbiegung der Fiss. suprasylvia; *ssp* deren caudales Ende.

b Seitenansicht.

d_1 Anlage einer ersten Kerbung des Gyrus secundus; d_2 Anlage einer Fissura ectosylvia; *ssa* orale Umbiegung der Fiss. suprasylvia; *ssp* deren caudales Ende; *rha* Fiss. rhinalis anterior; *rhp* Fiss. postrhinalis; *i* Inselgebiet.

c Medialansicht.

i Kantennähe der Fissura suprasylvia; *cm* Fiss. callosomarginalis; *cc* Fiss. corporis callosi; *l* Fiss. lateralis; *el* Fiss. entolateralis; *slp* Fiss. sublimbica post.; *h* Fiss. hippocampi; *to* Trigonum olfact.

Da die Oberflächengliederung in dem hier demonstrierten Stadium schon so weit vorgeschritten ist, daß sich in manchen Punkten Ungenauigkeiten ergeben — caudolaterale Hemisphärenfläche, — so müssen wir zu einfacheren Entwicklungsstufen greifen, um unsre Orientierung weiter ausgestalten zu können. Ich wähle zu diesem Behufe das Gehirn eines Fötus von 30 cm Nacken-Steißlänge. Länge der Großhirnhemisphäre 3 cm. Kleinhirn und Vierhügelplatte liegen noch frei zutage.

Medialseite. Ein Sulcus corporis callosi ist bereits angedeutet, die Fissura callosomarginalis schon tief, ihre Ränder abgerundet und klaffend. Auch eine Fissura entolateralis ist als linienförmige Depression bereits angelegt und die Balkenwindung durch eine, anscheinend vom Sulcus corporis callosi kommende Rinne abgegrenzt. Die Fissura hippocampi ist scharf und tief. An der Mantelkante

zieht über deren dorsalster Wölbung das Nasalende der Fissura lateralis so weit herein, daß sie von medial gesehen werden kann, und im vorderen Drittel überblicken wir auch von medial ein Stück der Böschung der Fissura suprasylvia. Eine Fissura cruciata fehlt.

Dorsalseite und Lateralseite. Die Fissura lateralis reicht am caudalen Hemisphärenpole bis nahe an die Mitte der Mantelkante. Außen von ihr ist die Fissura suprasylvia bereits markiert. Als ihr Anfangsstück dürfen wir eine eben wahrnehmbare, ganz flache Einsenkung im caudalen Areale der Hemisphärenseitenfläche auffassen, von der eine gut ausgeprägte Furche nach dorsal und medial aufsteigt, im nasalen Drittel der Hemisphäre ganz nahe an die Mantelkante gelangt — Kantennähe, — sich dann nasolateral, nasoventral und ventrocaudal umschlägt und hierauf, seichter werdend, in der Höhe des Anfangsteils verschwindet. Der Übergang des dorsalen Schenkels in den ventralen ist so seicht und undeutlich ausgeprägt, daß die Deutung dieser Furche von hier bis zu ihrem caudalen Ende nicht ganz klar ist; ihr dorsaler Schenkel darf wohl ungezwungen als Anlage der Fissura suprasylvia und Fissura coronalis aufgefaßt werden. Jenes Schaltstück, das ihn mit der Fissura coronalis verbindet, gehört vermutlich der späteren Fissura praesylvia, gewiß aber nicht dem Processus anterior fissurae sylviae an, da dieser sich erst später entwickelt. Beim Pferdefötus von 129 Tagen läßt Bradley (s. Fig. 33) erst einen solchen Ast sich zwischen dorsalem und ventralem Schenkel dieser großen Furche einschieben.

Dorsal von der Konkavität des ventralen Schenkels zieht eine kleine Längsdelle dahin; wollen wir sie als den Vorläufer einer Fissura ectosylvia auffassen, so gelangen wir zu dem Schlusse, daß der caudale Abschnitt des ventralen Schenkels dem nachmaligen Processus posterior fissurae Sylvii angehört.

Am Ansatze des Bulbus olfactorius entspringt die Fiss. rhinalis anterior, die ohne Unterbrechung in die Fissura rhinalis posterior sich fortsetzt; diese ist von einem sehr zarten Leistchen begleitet und zieht bis an die Grenze der Kleinhirnfläche, wo sie unter einem spitzen Winkel mit dem Processus posterior fissurae Sylvii zusammenstößt.

Windungen. Der Sichellappen ist in allen seinen Abschnitten bereits scharf umgrenzt und seine Gliederung schon weit vorgeschritten; die Fimbria ist breit, der Gyrus dentatus springt als fadenförmiger Kamm neben der scharfen Fissura hippocampi hervor,

das Trigonum olfactorium ist gut differenziert. Der Processus mamillaris lobi pyriformis ist noch vollständig glatt.

Jener Längswulst der Hemisphäre, der dorsal von der Fissura suprasylvia und ventral von deren scheinbarer Fortsetzung umschlungen ist, ragt aus der Hemisphärenwölbung weit hervor und weist in seinem Mittelstück die Andeutung dreier kugeliger Buckel auf. Sein nasales Ende ist auffallend prominent. Zwischen ihm und dem Riechhirn liegt ein zungenförmiges, mit der Spitze caudal gerichtetes Feld, das ohne jede Abgrenzung am Stirnpol der Hemisphäre aus der Randwindung hervorgeht; seine caudale, vollständig flache Region ist dem Inselgebiet zuzurechnen.

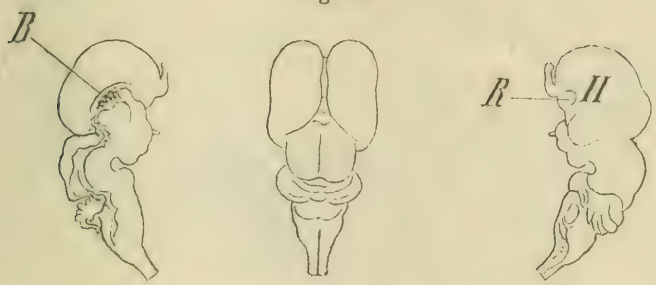
Wenn wir nach obigem die allgemeinen Formverhältnisse an diesem Gehirn ins Auge fassen, so treffen wir eine vom rein formalen Standpunkte eklatante Dreiteilung der ganzen Hemisphäre. 1) Einen Lobus falciformis mit weit vorgeschrittener Differenzierung. 2) Einen Gyrus primus, der auf dem Sichellappen liegend die Hemisphäre caudal, dorsal, frontal und ventrolateral umkreist und 3) einen Gyrus secundus, der dem G. primus lateral in longitudinaler Richtung aufruht. Von den Hauptfurchen fehlen eine Fissura cruciata und eine eigentliche Fissura Sylvii, während die vermutete Fissura ectosylvia eben in ihrer ersten Anlage existiert. Das Gebiet der Insel ist vollständig unbedeckt. Der Mangel einer Fissura cruciata und eines vertikalen Astes einer Fissura Sylvii zu einer Zeit, wo alle übrigen Hauptfurchen bereits erschienen sind, und das Offenliegen des ganzen Inselgebietes sind die markantesten Momente dieses frühen Entwicklungsstadiums.

Jüngere Embryonen, an deren Großhirnkonvexität bereits Furchenbildung eingetreten war, standen mir nicht zur Verfügung. Der jüngste Embryo hatte 4,8 cm Nacken-Steißlänge; sein Schädel, in eine kontinuierliche Serie zerlegt, enthielt, wie vorauszusehen, ein glattes Endhirn. Dasselbe Verhalten konstatierte ich an dem Hirnmantel eines jungen Pferdefötus, dessen Rumpf aus der ventro-konkaven Biegung bereits so weit gestreckt war, daß die dorsale Hals-Rückenkontur nahezu eine gerade Linie bildete. Die Konvexität der Stirne war das vordere Längenende des Körpers; die Distanz vom Stirnpol zum Sitzbeinhöcker betrug 14,2 cm, die Länge des Kopfes von der Nase bis zum Nacken zwischen den Ohren 4 cm. Die Großhirnhemisphären waren, wie die nebenstehenden Figuren zeigen, noch klein, das Cerebellum nur durch einen fünfgelappten Querwulst angedeutet.

Das Pallium setzte sich proximal vom Riechhirn durch eine mit der Lupe eben noch wahrnehmbare Leiste ab; auch medial war durch das Überhängen der inneren Hemisphärenwand über das Zwischenhirn eine Bogenfurche angedeutet. Die gesamte übrige Hemisphäre war glatt. Wir dürfen also in diesem Stadium den Beginn der Rindenfurchung des Pferdehirns setzen.

Am Gehirn des erwachsenen Pferdes erfahren diese Verhältnisse bei ihrer definitiven Ausgestaltung eine solche Komplizierung, daß wir nicht umhin können, sie einer besonderen Betrachtung zu unterziehen. Ich schicke hier die sachliche Bemerkung voraus, daß die Angaben, soweit sie auf eignen Beobachtungen beruhen, aus einem Materiale von weit über vierzig Hemisphären des

Fig. 24.



Ansicht des Gehirns eines 14 cm langen Pferdefötus von medial, dorsal und lateral. Nat. Gr.

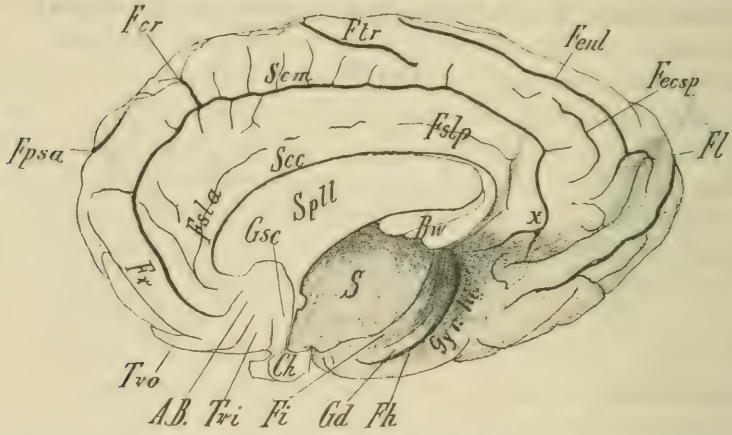
B Furchenspur über dem Balken; *R* seitliche Abgrenzung des Riechhirns; *H* Hemisphäre.

Pferdegehirns geschöpft wurden, die sich zu den betreffenden Untersuchungen eigneten. Die Verwendbarkeit ist nämlich nicht immer die gleiche; ziemlich oft findet man, besonders an Gehirnen älterer und solcher Tiere, die an acquiriertem Hydrocephalus litten, eine so feste Aneinanderlagerung und Verlötung der Gyri, daß die Furchen nicht auseinandergezogen werden können. Derartige Präparate mußten natürlich außer Betracht gelassen werden, da mit der bloß oberflächlichen Zeichnung des Rindenreliefs nicht ausgekommen werden kann. Die Untersuchung der tauglichen Gehirne wurde entweder ganz frisch oder nach Formol-, auch Chromhärtung vorgenommen, die Tiefendimensionen mancher Furchen an zwei Weigert-Serien durch das ganze Gehirn kontrolliert.

Mediale Hemisphärenfläche. Der Sulcus corporis callosi ist über der Balkenmitte am tiefsten. Sein orales Ende ver-

schwindet genau ventral vom Balkenschnabel; von seinem caudalen zweigt sich eine Furche ab, welche die Balkenwindung vom Isthmus Gyri fornicati scheidet und sich ventrolateral mit der Fissura hippocampi vereint; mitunter wird diese Abtrennung auch von der nächsten peripheren Furche besorgt; es ist dies die kaum 5 mm vom Sulcus corporis callosi entfernte Fissura sublimbica, deren Mittelstück häufig verstrichen ist. Ihre orale Portion wird auch als selbständige Fissura sublimbica anterior seu entogenualis, die das Balkensplenium umkreisende Portion Fissura sublimbica posterior seu entosplenialis aufgeformt.

Fig. 25.



Furchenschema des Großhirns eines erwachsenen Pferdes. Mediale Fläche. 1/2 der nat. Gr.

S Schnittfläche im Zwischenhirn zur Entfernung des Hirnstammes; *Spll* Sept. pellucidum; *Gsc* Gyrus subcallosus; *Ch* median durchschnittenes Chiasma opticum; *Tri* Trigonum olfactorium; *AB* Area Brocae; *Tro* Tractus olfactorius; *Fr* Fiss. rostralis; *Fsla* Fissura sublimbica anterior; *Scc* Sulcus corporis callosi; *Fpsa* Fissura praesylvia anterior; *Fcr* Fiss. cruciata; *Scm* Sulcus callosomarginalis; *Ftr* Fiss. transversa; *Fslp* Fiss. sublimbica posterior; *Fenl* Fiss. entolateralis; *Fecsp* Fiss. ectosplenialis; *Fl* Fiss. lateralis; *x* Verlötungsstelle der Hemisphären; *Bw* Balkenwindung; *Gyrhi* Gyrus hippocampi; *Fh* Fiss. hippocampi; *Gd* Gyrus dentatus; *Fi* Fimbria.

Peripher von ihr, vom Balkenschnabel 2 cm, vom Balkenwulst kaum 1 cm entfernt, zieht eine dritte Kranzfurche, die sehr tiefe Fissura callosomarginalis sive Fissura splenialis. Wie die beiden vorigen, beginnt auch sie ganz oral an jenem flachen Felde, das sich ventral vom Genu corporis callosi befindet, und endet caudal ganz typisch mit einer Gabel an der Vierhügeldelle der Großhirnhemisphäre. Ihr orales Stück ist oft noch von einer kurzen, der Mantelkante parallel laufenden Furche, der Fissura rostralis

Fig. 26.

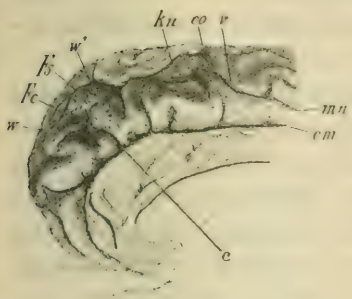


Fig. 27.

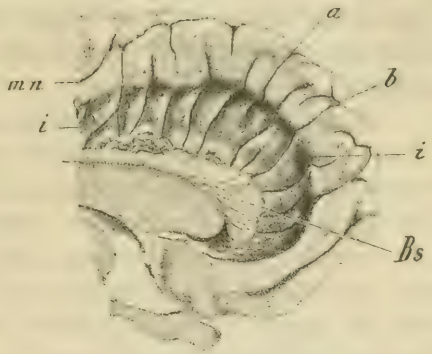


Fig. 26. Variationen der Fissura cruciata des Pferdes.
Medio-dorsale Ansicht. 3/5 der nat. Gr.

ww' sigmoideus-ähnliche Windungsformation; *c* Ansatz der Fissura cruciata an die Fissura callosomarginalis *cm*, die bei *Fc* zu einer tiefen Bucht wird; *kn* Kantennähe der Fissura suprasylvia *Fs*; *co* Übergang der Fissura transversa *mn* in die Fissura suprasylvia; *v* Konfluenz des aufsteigenden Astes der Fissura transversa mit deren horizontalen.

Fig. 27. Abfaserungspräparat.

mn medialer Schenkel der Fissura transversa; *i*, *i* laterale Wand der Fissura callosomarginalis, nach dem Losbrechen des Gyrus cinguli; *a* radiäre Furche, die der Lage nach als Fissura cruciata bei intaktem Gehirn imponieren würde; sie ist seicht und verschwindet bald nach Eintritt in die Fissura callosomarginalis; die Radiärfurche *b* ist weit tiefer und länger und ist deshalb als Fissura cruciata anzufassen, obgleich sie sehr weit nach nasal vorgerückt erscheint; *Bs* Balkenstrahlung.

Fig. 28.

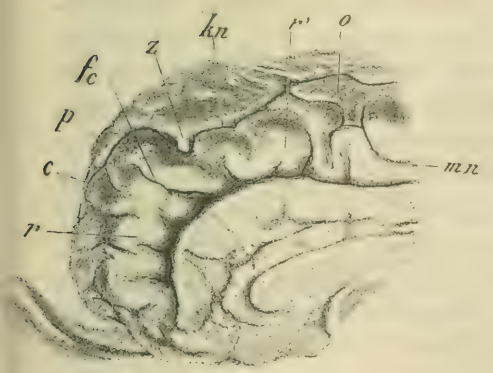


Fig. 29.

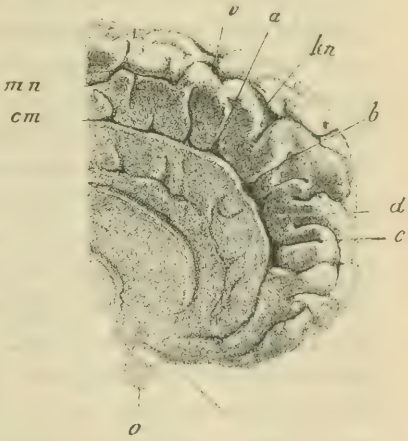


Fig. 28. *rr'* oraler Teil der Randwindung, um die tiefe und gerade Fissura cruciata *fc* eine sigmoideusartige Windung bildend; *c* Fissura coronalis; *p* Gyrus prominens; *z* zahnartiger Windungsfortsatz an der Kantennähe *kn* der Fissura suprasylvia; *o* Verbindung des aufsteigenden Furchenastes der Fissura transversa *mn* mit dem Horizontalaste.

Fig. 29. *mn* Fissura transversa; *v* Konfluenz dieser mit der Fissura suprasylvia; *kn* Kantennähe der Fissura suprasylvia; *o* Chiasma opticum; *a*, *b*, *c* verschiedene Radiäräste der Fissura callosomarginalis, die bei der Feststellung der Fissura cruciata in Betracht kommen; die tiefste Radiärfurche liegt unter dem deckelartigen Gyrulus bei *d*.

begleitet. Sie beginnt ventro-oral vor der Fissura callosomarginalis und schneidet mit ihrem gabeligen Ende die Mantelkante ein; häufig fehlt sie ganz oder ist nur durch eine Kette seichter Kerben angedeutet.

Das Gebiet zwischen diesen drei Furchen ist oft von vielen kleinen Einsenkungen der Rinde durchquert. Auch von der Konvexität der Fissura callosomarginalis strömen in radiärer Richtung zahlreiche, kurze Furchenäste nach der Mantelkante. Hiervon ist ein vom hinteren Drittel schräg nach dorsal aufsteigender Ast wichtig und besonders leicht auffindbar, der den Mantelrand einschneidend, auf die dorsale Hemisphärenfläche bis zur Fissura suprasylvia zieht. Es ist der mediale Schenkel der Fissura transversa von Schellenberg; Flatau-Jacobson fassen ihn als einen zur Fissura cruciata ziehenden Nebenast, Forgeot-Lèsbre als Fiss. cruciata accessoria auf; Ellenberger scheint ihn, nach seinen Schemen zu urteilen, der Fiss. cruciata zuzurechnen; ähnlich verhalten sich Bradley, Krueg und seine Nachfolger. Als Repräsentant der Fissura cruciata bezeichnet Schellenberg einen Ast, der nahezu im Bereiche des vorderen Hemisphärendrittels die Mantelkante kerbt und an der Dorsalseite nach kurzem Verlaufe endet. Ich möchte mich aus der Nebeneinanderstellung meiner Befunde am erwachsenen Pferdegehirn und besonders des früher erwähnten aus der Fötalperiode der Schellenbergschen Auffassung anschließen. Diese Fissura cruciata ist an vielen Gehirnen besonders tief, ja bei einigen Exemplaren meiner Präparate finde ich eine ganze Bucht an der Mantelkante, die an der Dorsalfläche der Hemisphäre 1,5 cm weit hineingreift. Ich fand im Gegensatze zu Schellenberg eine hierdurch bedingte Processus sigmoideus-ähnliche Formation in mehr als 20% meiner Präparate ausgeprägt. Ich betone aber hier ausdrücklich, daß man ebensoviele Hemisphären findet, bei denen von einer Differenzierung einer Fissura cruciata nicht die Rede sein kann. Ast um Ast steigt oral aus der Fissura callosomarginalis gegen die Mantelkante auf und schneidet die Rinde entweder nicht tief ein oder bildet nur eine flache Delle oder auch kurze, kahnartige Vertiefungen, die nach wenigen Millimetern wieder in die glatte Rindenoberfläche übergehen. Von einer Abgrenzung einer distinkten Fissura cruciata kann dann an vielen Präparaten keine Rede sein. Forgeot-Lèsbre gehen noch weiter und sagen, es existiert beim Pferde keine ausgesprochene Fissura cruciata und daher auch kein Gyrus sigmoideus; dafür aber wäre

eine akzessorische Kreuzfurche — unsre Fissura transversa sehr gut entwickelt. Mit der Annahme einer Fissura cruciata accessoria ist natürlich die bestehende Schwierigkeit der Homologisierung keineswegs behoben, weil hier nur ein formales Auskunftsmittel benutzt wird, das entwicklungsgeschichtlich nicht gestützt ist.

Fig. 30.

Fig. 31.

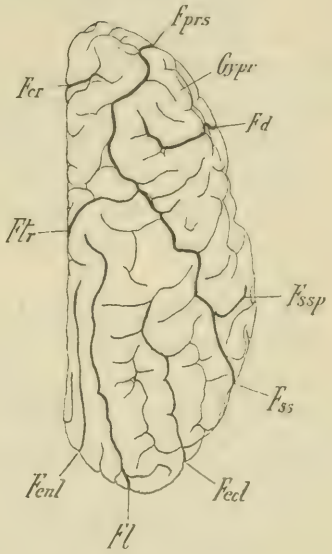


Fig. 30. Furchenplan der Hemisphäre eines erwachsenen Pferdes. Dorsalansicht. Nach der Photographie eines im Schädel gehärteten Gehirns. $^2/_3$ der nat. Gr.

Fprs Fissura praesylvia; *KN* Kantennähe der Fiss. suprasylvia; *Fcr* Fiss. cruciata; *Ftr* Fiss. transversa; *Fenl* Fiss. entolateralis; *Fl* Fiss. lateralis; *I* laterale Impression des Occipitalhirns; *Fss* Fiss. suprasylvia; *Fecl* Fiss. ectolateralis; *Fssp* Fiss. suprasylvia posterior; *Gypr* Gyrus prominens.

Fig. 31. Furchenplan der Hemisphäre eines erwachsenen Pferdes. Dorsalansicht. Präparation und Bezeichnung wie oben. An diesem Präparate war eine Fiss. diagonalis *Fd* gut ausgebildet. Die Fiss. suprasylvia post. war unterbrochen. Als Fiss. cruciata mußte eine Furche aufgefaßt werden, die ganz oral lag, sehr tief war und einem Process. sigmoideus-artigen Windungskonvolute eingelagert war, das die Fiss. suprasylvia nach lateral verdrängte. Würde man diese Furche nicht als die Kreuzfurche annehmen, so blieben noch drei caudal von ihr liegende radiäre Kerben, die alle die Rinde der medialen Hemisphärenfläche nicht einschnitten, sondern nur in Form einer Delle eindrückten.

Dorsalfläche und Lateralfläche. Beiläufig in der Mitte wird die Mantelkante von der ebenerwähnten Fissura transversa etwa 2 cm weit eingeschnitten und so die drei vom Caudalpol kommenden Längsfurchen, nämlich die Fissura entolateralis, die Fissura lateralis und die Fissura ectolateralis beendet. Diese Abgrenzung wird dadurch noch vollständiger, daß mit wenigen Aus-

nahmen ein direkter Übergang des lateralen Schenkels der Fissura transversa in die Fissura suprasylvia stattfindet. Ich finde eine Unterbrechung durch einen zwischen diese beiden Furchen eingeschobenen Windungszug — Übergangs- oder *w* = Windung Schiellenbergs — an 24 Gehirnen einmal, und zwar einseitig.

Die Fissura entolateralis beginnt mit einer tiefen Gabelung an der Übergangskante der medialen Hemisphärenfläche nach deren Kleinhirnfläche und wendet sich knapp an der Mantelkante nach vorn, wo sie nach etwa 7 cm langem Verlaufe verschwindet. Ihr caudalstes Stück wird gegen die Fissura callosomarginalis zu von einem kurzen Bügel der Fissura ectosplenialis begleitet.

Seitlich zieht mit ihr parallel die Fissura lateralis; sie beginnt ganz basal am Mittelstücke des Gyrus hippocampi, zieht in gestreckter Form nach dem caudalen Hemisphärenpol und von da gerade nach vorn zur Fissura transversa, vor der sie gabelig oder ungeteilt endet.

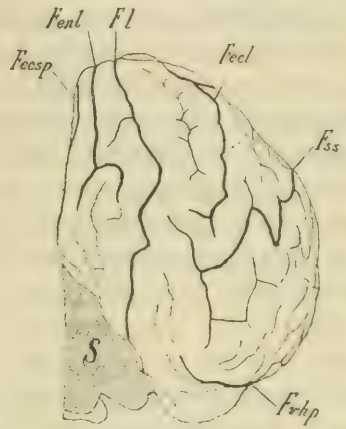
Der Auffassung Flatau-Jacobsons, die eine nasale Fortsetzung der Fissura lateralis in der Fissura coronalis sehen, stimme ich für das Pferdegehirn nicht zu, weil ich sie niemals gesehen habe. Daß ein Übergang trotzdem zuweilen möglich ist, kann bei der hohen Variabilität der Nebenwindungen zugegeben werden; zur Regel gehört er gewiß nicht.

Vom caudalen Hemisphärenpole angefangen, wird die Fissura lateralis etwa 5 cm weit von einer Nebenfurche begleitet, die ebenfalls gestreckt, oft aber nur andeutungsweise angelegt ist; nach außen von dieser folgt dann erst die Fissura ectolateralis, die mit einer kurzen Gabel am Übergangsrande der seitlichen Hemisphärenfläche in die Kleinhirnfläche beginnt und, gerade verlaufend, in der Höhe des Oralendes der Fissura entolateralis mit einem breiten Querstück endet. Gewöhnlich ist auch sie außen von einer Längsfurche oder einer Kette kleiner Furchen begleitet.

Lateral von ihr folgt die lange und tiefe Fissura suprasylvia, welche die ganze Hemisphäre in eine mediale und laterale Portion trennt. Ihren Ausgang nimmt sie gewöhnlich von einer 4 cm langen Querfurche, die am Übergangsrande zur Kleinhirnfläche schief von dorsal nach ventrolateral dahinzieht. Von ihr steigt sie in einer Zickzacklinie schief über die laterale Hemisphärenfläche, bis sie oral von der Fissura transversa der Mantelkante auf etwa 1 cm nahe kommt. Von dieser Position, welche wir als ihre »Kantennähe« bezeichnet haben, zieht sie 1—2 cm gerade oral, wendet

sich dann etwas lateral, schlägt im Bogen ventrocaudal um und zieht ohne jede Unterbrechung ventral von der Inselwindung in die Fissura rhinalis anterior. Das mediale, längs der Mantelkante liegende Stück, die »Kantennähe« der Fissura suprasylvia, entspricht der Fissura coronalis von Ellenberger, das bogige Nasalende der Fissura praesylvia. Diese ganze tiefe Furche, die an frischen sowie an halbmacerierten Gehirnen auf Fingerbreite auseinander gezogen werden kann, ohne die Gehirnsubstanz an ihrem Grunde einzureißen, umkreist die Hemisphäre genau so, wie dies Bradley angibt, und wie es das Kruegsche, das Ellenbergersche Schema und dasjenige von Forgeot und Lèsbre darstellen; nur ist dort eine schärfere Trennung in drei Stücke markiert. Eine engere Auseinandersetzung gegen das Flatau-Jacobsonsche Schema, das einen Übergang der Fissura coronalis in die Fissura lateralis lehrt, sowie gegen dasjenige von Schellenberg, das seiner am Ruminantiergehirn existierende *w*-Windung zuliebe eine Unterbrechung der Fissura suprasylvia als Regel annimmt, scheint mir nach der auffallenden Übereinstimmung meines Materials mit der Bradley-, Krueg-Ellenbergerschen Auffassung gegenstandslos; es genügt der Hinweis auf die Photogramme.

Fig. 32.



Furchenplan des Caudalpoles der rechten Großhirnhemisphäre eines erwachsenen Pferdes. 1/2 der nat. Gr.

S Schnittfläche im Zwischenhirn zur Entfernung des Hirnstammes; *Fecsp* Fissura ectosplenialis; *Fenl* Fiss. entolateralis; *Fl* Fiss. lateralis; *Fecl* Fiss. ectolateralis; *Fss* Fiss. suprasylvia; *Frhp* Fiss. postrhinalis.

Fig. 33.

Lateralfläche der Großhirnhemisphäre eines 4 Monate alten Pferdefötus nach Bradley.

Auch Forgeot und Lèsbre nennen den Sillon anterieur (Fiss. coronalis) die Fortsetzung des Sillon ectosagittal (Fiss. lateralis), deren Zusammenhang wohl durch die Fiss. transversa und den sie begleitenden Quergyrus unterbrochen wäre. Trotzdem zeichnen sie mit der dicksten Linie des Schemas nicht diese beiden Stücke,

sondern exakt den Verlauf der Fissura suprasylvia, wie ihn unsre Figuren aufweisen. Ihre Abbildung, welche der Beobachtung treu geblieben ist, widerspricht der Erklärung.

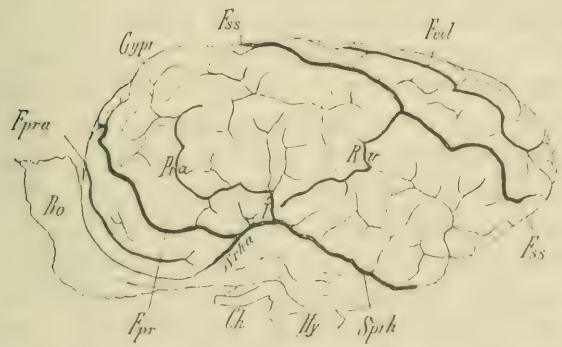
Ähnlich verhalte ich mich Holl gegenüber, der diese Fissur oral mit der Fissura diagonalis anastomosieren und in einer Fissura suprasylvia anterior accessoria ihre Endigung finden läßt. Als Ausnahme habe ich (zweimal beiderseits, einmal einseitig) eine Überbrückung der Furche durch eine Schaltwindung im Bereiche der Fissura coronalis gesehen; auch scheint die linke Hemisphäre des Ellenbergerschen Schemas ein solches Vorkommnis auf der einen Seite festzuhalten; als Norm kann ich es auf Grund meiner Befunde nicht anerkennen. Die Kontinuität der Furche wird auch nicht durch tiefliegende Querwände unterbrochen. Vielmehr klafft der ganze Spalt nach dem Lösen der pialen Verbindungen beim Herausheben aus dem Wasser weit und tief; sogar an alten Formolgehirnen, die einen gewissen Grad von Zähigkeit erlangt haben, kann man die ganze Furche gut zum Klaffen bringen und zeigen, daß zuweilen kleine, quergelagerte Windungsstücke, welche vielleicht oberflächlich als ihre Überbrückung imponieren könnten, nichts andres sind als klauenartig sich in die Wandnischen der Fissura suprasylvia einpflanzende Windungsfortsätze, die aber überall bis an den Boden der Furche abfallen. In der Gestaltung dieser großen Furche — Bradley nennt sie eine der tiefsten — sehen wir ein sehr wichtiges Argument gegen die zu weit gehende Homologisierung der Pferdehirnfurchen. Die Fissura lateralis der Carnivoren geht ganz direkt in die Fissura coronalis über. Beim Pferde ist das nicht der Fall, sondern das, was wir herkömmlich als Fissura suprasylvia auffassen, bildet dort die Fortsetzung der Fissura coronalis. Ob dabei die Homologie der Fissura suprasylvia oder diejenige der Fissura coronalis, oder beide falsch sind, mag dahingestellt bleiben; zurzeit ergibt sich wenigstens kein stichhaltiger Grund für eine dieser Annahmen. Sicher ist jedoch, daß die Darstellung Flatau-Jacobsons über den Zusammenhang der Fissura coronalis mit der Fissura lateralis des Pferdes nicht aufrecht erhalten werden kann. Das ergibt sich nicht nur aus meinem Material und aus den Darstellungen Ellenbergers und Kruegs, sondern auch aus der Erklärung Bradleys, der gerade wegen des Überganges der Fissura suprasylvia in die Fissura coronalis erstere als Fissura lateralis aufgefaßt haben will und sich dabei in Gegensatz zu Owen und seinen Nachfolgern stellt.

Endlich ist nicht zu vergessen, daß die in Frage stehende Furche

von ihrer ersten Anlage im Fötalgehirne nicht aus einzelnen Stücken sich aufbaut, sondern von allem Anbeginne als einheitliches Gebilde auftritt.

Zum Unterschiede von den ziemlich einfachen Furchungsverhältnissen, die dorsal von der Fissura suprasylvia gezeigt werden konnten, sind diejenigen ventral von ihr durch Hinzutreten vieler atypischer Furchen oft so kompliziert, daß ein scheinbar regelloses Durcheinander sich vor unsern Blicken auftut. Begeben wir uns entlang der schon gezeigten Fissura praesylvia nach jener langen Trennungsfurche, welche das Pallium vom Riechhirn scheidet, so begrenzen wir mit ihrem Ende ventral eine bleistiftdicke Windung, die über den Lobus pyriformis unter den Rand des Rindenmantels schlüpft, der sie deckelartig überlagert. Der Deckelrand ist durch drei bis

Fig. 34.



Furchenschema des Großhirns eines erwachsenen Pferdes. Seitenansicht. 2/3 der nat. Gr.

Gypr Gyrus prominens; *Fss* Fiss. suprasylvia; *Rv* Fiss. suprasylvia posterior; *Fecl* Fiss. ectolateralis *Fpr* Fiss. praesylvia; *I* freiliegender Teil der Insel; *Bo* Bulbus olfactorius; *Fpra* Fiss. praesylvia anterior; *Srha* Fiss. rhinalis anterior; *Sprh* Fiss. rhinalis posterior; *Ch* Chiasma opticum; *Hy* Hypophyse; *Pra* Proc. ant. fiss. Sylvii.

vier kurze Furchen eingeschnitten; diejenige, die ihn am tiefsten spaltet, wird herkömmlich mit der Fissura Sylvii homologisiert. An meinen Gehirnen finde ich sie gewöhnlich schief in caudodorsaler Richtung auf etwa 1 cm Länge sichtbar.

Löst man den Deckel vorsichtig von seiner Unterlage ab, so kommt man in eine tiefe Spalte, deren mediale Wand zum Teil von der Insel gebildet wird. Diese lange und tiefe Furche vergegenwärtigt den vorderen und hinteren Schenkel der Fissura Sylvii; der erstere, Processus anterior fiss. Sylvii, steigt in geschwungenem Bogen von der Seitenfläche des Stirnhirns nach aufwärts, wo sein

Ende entweder bis nahe an die Kantennähe der Fissura suprasylvia heranreicht — Krueg, Flatau-Jacobson — oder er endet schon weit früher — Ellenberger, Schellenberg —; für beide Modifikationen besitze ich materielle Belege.

Der Processus posterior fiss. Sylv. wendet sich zwischen Pallium und Rhinencephalon nach caudal und endet an der Kleinhirnfläche der Hemisphäre nach kurzem, deren lateralem Rande parallelem Verlaufe. Drängt man die Wände dieses Spaltes auseinander oder bricht man den Deckelrand aus, so konstatiert man zunächst, daß die Fissura postrhinalis innerhalb dieses Spaltes verläuft, beziehungsweise vom Deckelrande und seiner Fortsetzung gänzlich überlagert ist. In ihrem caudalen Verlaufe wird sie sehr bald seicht und flacht etwa in der Höhe des Processus mamillaris Lob. pyr. ab; zuweilen zieht sie bis nach der caudalen Umschlagskante der seitlichen Hemisphärenfläche, ja sogar noch etwas darüber hinaus. In jedem Falle wird aber ihre Länge durch diejenige des sie bergenden Processus posterior fiss. Sylv. überragt. Das, was man auf den gebräuchlichen Schemen des Pferdegehirns als Fissura rhinalis posterior bezeichnet findet, kann ebenso als Processus posterior fissurae Sylvii aufgefaßt werden. Medial von der freigelegten Fissura postrhinalis streben nun eine Reihe niederer, bis 2 cm langer, palisadenartig, schief nach dorsocaudal gerichteter Windungsstücke auf, die dem Inselgebiete zugerechnet werden.

Die ventralen Kerbungen des Deckels werden caudal, dorsal und oral von einigen tiefen, meist konfluierenden Furchenstücken umzogen, deren Gesamtheit man der Fissura ectosylvia gleichstellt. Wegen der Regellosigkeit, mit der diese Furchen auftreten, enthalte ich mich einer resümierenden Einteilung; man kann in der Tat an vielen Gehirnen Furchenketten um eine jener Kerben auftreten sehen, die wechselnd eine Fissura Sylvii markieren. Ihre Existenz ist zwar ganz zweifellos, ihre Zugehörigkeit zu einem gemeinsamen Furchenbogen rein formal nicht sicher; genetisch ist ihre Zugehörigkeit noch nicht gezeigt worden. An dem demonstrierten fötalen Gehirn war ein Bogentypus nicht abzulesen, und an den Gehirnen erwachsener Pferde bestanden so zahlreiche Verlaufsarten, daß ich mich begnügen muß, in dieser Frage auf die Schemen von Ellenberger und Krueg hinzuweisen.

Caudal vom Processus anterior fiss. Sylvii und oral von dem Homologon der Fissura ectosylvia begibt sich noch ein häufig unterbrochener Furchungszug nach der Dorsalseite der Hemisphäre,

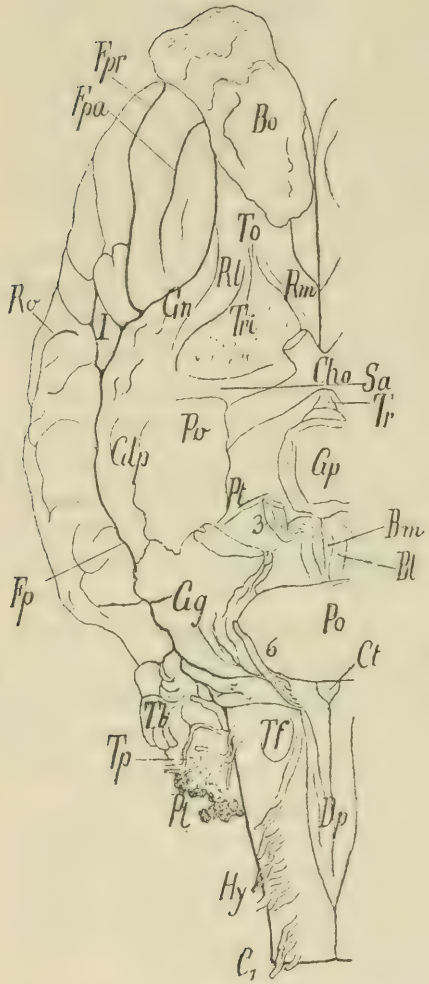
der nach der Kruegschen Auffassung auch von Schellenberg als ein oraler Schenkel der Fissura ectosylvia angesehen wird; es ist dies die Fissura diagonalis, die von Flatau-Jacobson als vorderer Schenkel der Fissura suprasylvia erklärt wird. Die Schellenbergsche Angabe finde ich an den meisten meiner Präparate bestätigt; an andern steht sie mit allen drei Nachbarfurchen in Kommunikation, an wieder andern mit keiner, so daß es unmöglich ist zu sagen, welcher Hauptspalte diese Furche zuzurechnen ist.

Eine hinsichtlich ihrer Gestalt weit konstantere Furche ist in jenem Schenkel zu erblicken, der vom vorderen Ende des caudalen Drittels der Fissura suprasylvia senkrecht zum Deckelrande hinabzieht und die Umlegung der Sylvischen Furche von dem caudolateralen Felde der Hemisphärenseite scheidet; er ist sehr tief und konstant und entspricht der Fissura suprasylvia posterior von Flatau-Jacobson bzw. dem Ramus descendes fissurae Sylvii nach Holl. Auf dem Chauveauschen Schema figuriert er unter dem unverdienten Namen Fissura Rolando. Manchmal trennt ihn eine tiefer oder auch seichter gelegene Übergangswindung von der Hauptwindung ab.

Endlich haben wir ganz vorn am Stirnpol noch eine Furche, den Sulcus olfactorius, nachzutragen, der ziemlich regelmäßig verläuft und den man erst beim Abpräparieren des Tractus olfactorius gewahr wird. Er beginnt gerade dort, wo sich dieser in das Gehirn einpflanzt und zieht einfach oder gedoppelt in etwa 1 cm Entfernung von der Mantelkante mit dieser parallel nach dorsal bis in die Nähe der Fissura cruciata. Häufig ist sie auch von ihr durch zwei oder drei quergelagerte Rindenwülste getrennt und daher sehr kurz. Ventrolateral konfluiert er mit dem oralen Ende der Fissura rhinalis anterior. Damit sind wir in das Grenzgebiet der ventralen Großhirnhemisphärenfläche eingetreten.

Graben wir an einem angehärteten Gehirn den Hirnstamm bis zu jener Trennungslinie, welche die Stria terminalis markiert, heraus und betrachten die Hemisphäre von unten, so sehen wir (vgl. Fig. 36 und 42), daß das von uns geschaffene Loch oral einen scharfen, caudal einen stumpfen und wulstförmigen Rand aufweist; das, was oral vom scharfen Rande, der an der Vorderkante des Tractus opticus verläuft, folgt, ist das Rhinencephalon des Hisschen Schemas; das, was sich caudal dem dicken glatten Wulste, dem Gyrus pyriformis, anschließt, ist die von zahlreichen Furchen durchzogene Kleinhirnfläche der cerebralen Hemisphäre.

Fig. 35.



Das Großhirn eines erwachsenen Pferdes. Ventralansicht. 1/5 der nat. Gr.

Fpr Fissura praesylvia; *Fpa* Fiss. praesylvia anterior; *Bo* Bulbus olfactorius; *To* Tractus olfactorius; *Rl* laterale, *Rm* mediale Riechwurzel; *Tri* Trig. olfactorium; *Gn* nasaler Fortsatz des Lobus pyriformis; *Rv* Fiss. suprasylvia posterior; *I* freiliegender Teil der Insel; *Glp* Sulcus longitudinalis lobi pyriformis; *Po* Spitze des Lobus pyriformis; *Sa* Substantia perforata anterior; *Cho* Chiasma opticum; *Tr* Trichter; *Gp* Hypophysis; *Pt* Tractus peduncularis transversus; *3* Nerv. oculomotorius; *Bm* mediales, *Bl* laterales Begrenzungsbündel der Fossa interpeduncularis; *Fp* Fissura postrhinalis; *Gg* Ganglion Gasseri; *6* Nerv. abducens; *Po* Brücke; *Ct* Mittelstück des Corpus trapezoideum; *Tb* Tabulationen des Kleinhirns; *Tp* Ansatz des Plexus chorioideus cerebelli *Pl*; *Tf* Tuberculum faciale; *Dp* Pyramidenkreuzung; *Hy* Hypoglossuswurzeln; C_1 ventrale Wurzel des ersten Cervicalsegments.

Die Kleinhirnfläche der cerebralen Hemisphäre ist dreieckig und von den Endstücken jener Hauptfurchen durchschnitten, die wir auf der medialen, dorsalen und lateralen Seite kennen gelernt haben. Ventrolateral erblicken wir als erste das Ende der Fissura longitudinalis lobi pyriformis. Ihr folgt nach außen das Ende des Processus posterior fissurae Sylvii. Gegen medial folgt dann eine lange Furche, welche das ganze Feld in zwei seitliche Hälften spaltet; es ist der Endschenkel der Fissura lateralis. Am medialen Rande reicht noch die Fissura callosomarginalis und entolateralis herein.

Damit sind jene Furchen genannt, die an der Manteloberfläche entweder ganz regelmäßig oder doch bei den meisten Individuen vorkommen und die, wie unsre Ausführungen gezeigt haben, mit mehr oder weniger Glück mit den Furchen der übrigen Säuger homologisiert worden sind. Außer ihnen existieren noch weitere Furchen oder Furchenkomplexe, die, wenn auch nicht absolut konstant zu nennen, doch sehr häufig zu treffen sind.

Flatau-Jacobson erwähnen deren fünf.

α. Ein Furchenzug, den ich sowohl am fötalen, wie in zahlreichen Varianten auch am erwachsenen Gehirn in jenem Felde stets gefunden habe, das von dem caudalen Teile der Fissura suprasylvia und ihrem ventralen Aste abgegrenzt wird. Meist besteht er aus einer longitudinalen Achse, die zuweilen durch Anfügung mehrerer Queräste entfernt die Gestalt eines lateinischen H nachahmen, oder ist mit der Fissura suprasylvia verbunden. Sie entspricht der Fissura posterior von Krueg (Fiss. obliqua).

β. Eine Longitudinalfurche außen von der Fissura lateralis, entweder einfach oder gedoppelt, zuweilen aus einer Reihe kurzer Furchenstücke dargestellt; nicht minder konstant finde ich die Fissura ectolateralis mit einer äußeren parallelen Begleitfurche versehen.

γ. Zwischen Fissura coronalis und Fissura diagonalis treten ebenfalls mehrere Furchenschenkel auf, die sich zu einer Linie oder auch zu einer Sternform gruppieren können.

δ. Zwischen Fissura coronalis und der Mantelkante weisen die Autoren auf eine tiefe, geschlossene Furche hin, die auf die Medialfläche übergeht, die Fissura callosomarginalis aber nicht erreicht; vermutlich beziehen sie sich damit auf die Fissura cruciata von Schellenberg.

ε. Zwei kurze Furchen zwischen der Fissura praesylvia und der Fissura rhinalis anterior. Eine besondere Konstanz kann ich an ihnen nicht finden.

Weit häufiger eruiert man eine einheitliche Furche, die nahe dem ventralen Stücke der Fissura praesylvia entspringt und bogig gekrümmt, schief über den Stirnpol nach der Mantelkante sich wendet, wo sie häufig mit der Fissura cruciata konfluiert oder oral von ihr die Mantelkante einschneidend, oft gabelig endet. Es ist die Fissura praesylvia anterior (Sulcus supraolfactorius nach Holl, Fissura infraorbitalis nach Bradley), die einem der Sulci praesylvii lateroventralis von Martin entsprechen dürfte.

Ich möchte hier noch eine Furche nennen, die ich wiederholt an der Kleinhirnfläche der cerebralen Hemisphäre medial von der Fissura lateralis mit dieser parallel von der caudalen Hemisphärenspitze bis zum Gyrus hippocampi ziehen sah; häufig ist sie ganz isoliert; ebensooft aber konfluiert sie mit der Fissura callosomarginalis, ectosplenialis und entolateralis, so daß sie auch als aus einer Vereinigung der Fußbügel dieser Furchen hervorgegangen angesehen werden kann.

Trotz wiederholten Hinweises hebe ich hier nochmals hervor, daß schon die bei einigen Hauptfurchen — Ff. cruciata, coronalis, diagonalis, olfactoria usw. — vorkommenden Variationsmöglichkeiten bei den Nebenfurchen sich so steigern, daß man, von den allergröbsten Verhältnissen abgesehen, selbst an einem ziemlich großen Materiale kaum je zwei gleiche Furchenbilder wird produzieren können. Das Furchenschema kann immer nur aus mehreren Hemisphären mit relativer Genauigkeit zusammengestellt werden. Die Hauptfurchen werden bis auf die Fissura cruciata und Fissura Sylvii überall leicht nachzuweisen sein. Von allen andern Furchen muß aber gesagt sein, daß wir bei der Besichtigung eines beliebig herausgegriffenen Pferdegehirns stets gefaßt sein müssen, deren zwei oder auch mehrere nicht demonstrieren zu können.

Dieser Umstand erklärt es, daß die Windungsverhältnisse noch viel komplizierter und nicht so leicht zu übersehen sind, als dies von vielen Autoren behauptet wird, ohne jedoch auf das Thema näher einzugehen. Flatau-Jacobson bezeichnen die Windungsbögen gegenüber denjenigen des Carnivorengehirns als atypisch und unklar; ihre Benennung stimme aber nach ihnen mit den Urwindungen überein und bedürfe daher keiner besonderen Beschreibung. Schellenberg spricht sich ebenfalls gegen diese gangbare Unterlassung aus, hält aber ebenso wie Holl dafür, daß sich die Grundtypen der Windungen trotz mancher Schwierigkeiten bei den Ungulaten, also auch beim Pferde, leicht wiedererkennen lassen. Nichtsdestoweniger sieht er sich veranlaßt, aus rein formalen Gründen drei neue Stirnwindungen zu krëieren, um den Windungswirrwarr einigermaßen zu klären. Er findet eine Übergangswindung zwischen der zweiten und dritten Urwindung und läßt die dritte oral durch die Fiss. transversa abschneiden, was bei den Carnivoren nicht der Fall ist. Nach den Darlegungen Holls ist die bisherige Annahme einer ersten Bogenwindung falsch, und wir müssen als diese die Insel bezeichnen. Wenn in so elementaren Dingen seitens der einzelnen Autoren so weit auseinandergehende Auffassungen Platz greifen konnten, so beleuchtet dies, zusammengehalten mit der ganz ungleichartigen Deutung der Hauptfurchen (F. Rolando Chauveau, F. cruciata Martin, F. Sylvii Holl, F. lateralis Bradley usw.), aufs grellste die vielbetonte leichte Übertragungsmöglichkeit des Rindenschemas der Carnivoren auf den Cortex des Pferdes.

Wenn wir die Benennung der Windungen mit derjenigen des

Carnivorengehirns übereinstimmen lassen wollen, so haben wir zu unterscheiden:

I. Einen Gyrus sylviacus. Meist ist er ein schlangenförmig gewundener Wulst, dessen Position manchmal um so schwerer bestimmbar ist, als ja diejenige der Fissura Sylvia nicht immer gesichert ist. Wir müssen ihn also ganz allgemein als in der Umgebung der Fissura Sylvia liegend erklären und dabei festhalten, daß er auch über ihr, caudal oder oral von ihr liegen kann. Zuweilen hat er die Gestalt eines hufeisenförmigen Bogens, der um die Fissura Sylvia herumgeschlungen ist. Er wird von Holl Gyrus suprainsularis genannt.

II. Der Gyrus ectosylvius kann zuweilen eine bogige Form besitzen; besser jedoch fassen wir ihn als hantelförmigen Windungskörper auf. Der gut abgrenzbare, schmale Teil des Hantels wäre als Gyrus ectosylvius medius zwischen Fissura ectosylvia und Mittelstück der Fissura suprasylvia abzugrenzen. Oral folgt dann als Gyrus ectosylvius anterior jenes große Windungsgebiet, das von der Fissura praesylvia und coronalis umzogen und durch die Fissura diagonalis, dem Processus anterior fissurae Sylvii und mehreren Nebenfurchen vielfach eingeschnitten wird.

Caudal hängt dem Hantelgriffe ein großes, viereckiges, von der Fissura suprasylvia posterior Flatau-Jacobson, dem caudalen Teil der Fissura suprasylvia selbst und von dem Processus posterior fissurae Sylvii umgrenztes Windungskonvolut an, das durch die α-Windung Flatau-Jacobsons in eine Menge von Teilen zerlegt wird, in denen der Gyrus ectosylvius posterior des Carnivorengehirns wohl kaum mehr zu erkennen ist.

III. Die nächste Windung, kantenwärts von der Fissura lateralis begrenzt, wäre der Gyrus suprasylvius. Er besteht aus zwei daumenbreiten Windungen, die caudal mit dem Gyrus hippocampi zusammenfließen und oral sich wie ein Keil verschmächtigen. In der Kantennähe der Fissura suprasylvia hören sie auf oder konfluieren mit dem Homologon der vierten Urwindung, um dann gemeinsam mit dieser in jenes Windungslabyrinth überzugehen, das von der Fissura coronalis, praesylvia und callosomarginalis umgrenzt ist. Der gemeinsame Windungszug passiert die Kantennähe der Fissura suprasylvia nicht in einem Ganzen, sondern ist meistens durch die Fissura transversa oder auch die Fissura cruciata eingeschnitten.

IV. Wenn wir anderseits, um der Darstellung von Flatau-Jacobson gerecht zu werden, die Fissura lateralis nicht an der Fissura transversa enden, sondern sie in die Fissura coronalis übergehen

lassen (l. c., S. 410 I. Bd.), so erhalten wir wie am Carnivorengehirn eine komplette vierte Ur- oder Randwindung, Gyrus marginalis; dann aber wird wieder die dritte Bogenwindung an dem Übertritte der Fissura lateralis in die Fissura suprasylvia abgeschnitten und sie wird zu jenem früher erwähnten Keil, der sich zwischen dritter und vierter Bogenwindung einschiebt. Im vorderen Drittel der Hemisphäre existiert dann eine gesonderte dritte Bogenwindung nicht.

Die Unmöglichkeit der ins Detail gehenden Übertragung der Windungsverhältnisse vom Carnivorengehirn zeigt sich gerade an dieser Region am deutlichsten. Die Hemisphäre des Pferdegehirns ist im Vergleich zu der des Hundegehirns schmal und lang. Bei einem gleichmäßig stark entwickelten Gyrus fornicatus steigt der Gyrus ectosylvius von außen so weit gegen die Mantelkante heran, daß an ihr im vorderen Drittel, in der Region der Kantennähe der Fissura suprasylvia, eine Enge erzeugt wird, durch welche die supponierten zwei dorsalen Urwindungen abgeschnürt oder ineinander überzugehen gezwungen werden. Der orale Abschnitt, der von der Kantennähe der Fissura suprasylvia angefangene, genetisch unklare marginale Gyrus läßt sich an manchen Gehirnen seitlich durch die Verlängerung des Sulcus olfactorius vielleicht als Homologon des Gyrus rectus hom. abgrenzen, an andern Gehirnen — ich besitze zahlreiche Repräsentanten solcher — nicht; oder es wird durch eine Verdoppelung des Sulcus olfactorius und seine schiefe Einpflanzung in die Mantelkante, sowie auch durch eine stärkere Entwicklung einer Fissura praesylvia anterior eine schiefe, oft sogar quere Scheitelung des Stirnpoles erzeugt; sie kommt der schematischen Zeichnung Schellenbergs (l. c. Fig. 16) mehr oder weniger nahe und entspricht der gewöhnlichen Gestaltung. Daneben aber existieren sehr zahlreiche Ausnahmen, von denen ich namentlich eine häufigere anführen möchte: Die Randwindung spaltet sich etwas oral von der Kantennähe der Fissura suprasylvia in zwei Windungskonvolute, die durch eine tiefe, schief oder rein vertikal am äußersten Stirnpol verlaufende Furche geschieden werden, und zwar in einen lateralen, der als scheinbare Fortsetzung der Randwindung sich im Bogen nach ventrocaudal gegen die Fissura rhinalis anterior wendet, und einen medialen, der sich wie ein Keil an die Innenseite des Stirnpols einschiebt. Ventralwärts finden sich beide Windungszüge meistens durch eine oder auch zwei Querwindungen verbunden, die die Wurzel des Bulbus olfactorius überbrücken. Die Trennungsfurche ist hinsichtlich ihrer Länge und Verbindungsverhältnisse ganz inkonstant.

Mit ihrem dorsalen Ende schneidet sie entweder die Mantelkante oral von der Fissura cruciata ein oder verbindet sich mit dieser unmittelbar. Anderseits bewegt sich ihr ventrales Ende zum Sulcus olfactorius, in den sie übergeht, oder es konfluiert mit der Fissura rhinalis anterior, so eine lange Fissura praesylvia anterior vorstellend. In jedem Falle ist die Stellung der regionären Gyri verschieden. Wir können nur ganz allgemein den lateral liegenden Windungskomplex wegen seiner räumlichen Beziehungen zur Fissura coronalis als Gyrus coronalis bezeichnen, der aber nicht in allen seinen Teilen denjenigen des gleichnamigen Gyrus des Hundes entsprechen kann, und den medialen als Gyrus frontalis. Die Deutung eines Gyrus rectus ist dann wohl nur sehr gezwungen oder gar nicht möglich. Ihm würde das ventralste Stück des Gyrus frontalis, zwischen Fissura rostralis und Sulcus olfactorius entsprechen, wogegen das ventralste Ende des Gyrus coronalis beiläufig dem Gyrus infraorbitalis Bradley gleichkommen würde. Ich halte übrigens gerade bei diesem Teile des Rindenareals lange Betrachtungen über bestehende Homologien so lange für unersprießlich, als wir nicht eine dichtere Kette von Vergleichsschemen zur Verfügung haben, als dies dermalen der Fall ist. Die Variationen sind hier so zahlreich, daß sie die Behauptung abermals unterstützen, daß das Windungsschema des Hundegehirns mit demjenigen des Pferdegehirns nicht vollständig übereinstimmt.

Geordneter liegen die Verhältnisse in der caudalen Region der Randwindung, die an der Umbeugekante der medialen zur lateralen Hemisphärenfläche dahinzieht, an die Kleinhirnfläche gelangt und dort entweder mit dem Gyrus hippocampi anastomosiert oder von der medialen Begleitfurche des Endschenkels der Fissura lateralis scharf abgeschnitten wird.

V. Um den Balken schlingt sich der mächtige Gyrus fornicatus. Sein vorderer Bogen liegt zwischen Balkenknie und dem oralen Anfangsstück der Fissura callosomarginalis; er konfluiert hier als Gyrus genualis mit einem flachen Gebiete der medialen Hemisphärenwand, das vor der grauen Schlußplatte liegend, ventral in das Trigonum olfactorium übergeht und eine genauere Betrachtung verdient.

Oral ist dieses Feld gekennzeichnet durch das Einstrahlen der von ventral kommenden medialen Riechwurzel. Diese geht hier in ein 5 mm breites, schief nach dorsal verlaufendes Band über, dessen vorderer Rand ganz undeutlich, dessen hinterer jedoch ziemlich scharf durch je eine Furche markiert ist. Die vordere, häufig nicht

nachweisbare Rinne homologisieren Flatau-Jacobson mit dem Sulcus parolfactorius anterior, die hintere haben wir als die Fortsetzung jener seichten Rinne zu betrachten, die ventral das Trigonum olfactorium von der Riechwurzel trennt.

Knapp vor der Lamina terminalis zieht vertikal ein 4 mm breiter, makroskopisch schwer differenzierbarer, grauweißer Streifen, der oben an die Ventralseite des Rostrum corporis callosi beziehungsweise an die Basis des Septum pellucidum stößt; es ist die mediale Fortsetzung der Substantia perforata anterior, der Gyrus subcallosus, dessen orale, wenig ausgeprägte Grenzfurche dem Sulcus parolfactorius posterior entspricht.

Die makroskopisch nicht sichtbaren Nervi Lancisii, der Gyrus subcallosus und die mediale Riechwurzel fließen knapp unter dem Balkenknie in ein ganz flaches, grauweißes Feld, die Area Brocae oder dem Carrefour olfactif zusammen; ventral lassen der Gyr. subcallosus und die mediale Riechwurzel den medial umbiegenden Flügel des Trigonum olfactorium zwischen sich.

Das über dem Balkenkörper befindliche Stück des Gyrus fornicatus, der Gyrus cinguli, ist vorn breiter als hinten und durch die Fissura sublimbica meistens in eine dorsale und ventrale Etage geteilt. Am caudalen Ende vom Balkenwulst zieht quer über ihn eine flache Rinne dorsal zur Mantelkante. Sie ist der Abdruck des Epiphysenschlauches und des Sinus rectus, der am Splenium corporis callosi durch die Balkenwindung von diesem abgedrängt wird und im flachen Bogen zum Längsblutleiter sich wendet. Unmittelbar hinter jener Rinne finden wir beide Hemisphären häufig fest verlötet.

Vom Balkenwulst angefangen, geht der Gyrus fornicatus zwischen diesem und dem Caudalaste der Fissura callosomarginalis eine kaum 1 cm breite Enge, den Isthmus gyri fornicati passierend, zum Gyrus pyriformis. An der Kleinhirnseite der cerebralen Hemisphäre wird dieser, beim Pferde große, daher auch als Lobus pyriformis bezeichnete Windungsabschnitt von einer Linie begrenzt, die man sich zwischen den Enden der Fissura callosomarginalis und des Processus posterior fissurae Sylvii ausgespannt denkt; diese Trennungslinie ist um so wichtiger, als sie einen Teil des Rhinencephalon, die Hippocampusformation vom Pallium abspaltet, dem sie früher zugerechnet wurde.

Im Bereiche dieser Trennungslinie steht der Lobus pyriformis durch eine und auch mehrere Windungen sowohl mit dem Gyrus

marginalis wie auch mit dem Gyrus suprasylvius (Pli de passage rétro-limbique von Broca) in Verbindung.

Lateral ist er von der Fissura longitudinalis Lobi pyriformis sowie von kleineren inkonstanten Furchen eingeschnitten.

Im Gegensatze zu dieser gewulsteten Oberfläche ist der Teil des Lobus pyriformis, der den Hirnstamm umkreist, ganz glatt; es ist der Gyrus hippocampi oder das Subiculum cornu Ammonis. Geht man von der Gegend des Balkenwulstes der glatten Rundung des Gyrus hippocampi entlang nach ventronasal, so beobachtet man, daß

Fig. 36.

Ansicht der rechten Großhirnhemisphäre eines jungen Pferdes von medio-ventral nach Entfernung des Hirnstammes. 1/2 der nat. Gr.

S Schnittfläche im Zwischenhirn; *Sp* Septum pellucidum; *Fo* Fornixkörper; *Fs* Crus fornicis; *To* Trig. olfactorium; *Co* Chiasma opticum; *Gd* Gyrus dentatus; *Fh* Fissura hippocampi; *Gyh* Gyrus hippocampi; *Fllp* Caudalende der Fissura longitudinalis lobi pyriformis; *Fprh* caudales Ende der Fiss. posthinalis; *Vd* Vierhügeldelle; *Fl* Umbeugestelle der Fiss. lateralis; *U* Uncus; *Bw* Balkenwindung.

man von der Innenseite der ausgezogenen Ventralspitze des Lobus pyriformis eine schmale, graue Windung wider die Fissura hippocampi entlang nach oben umschlagen und in zwei Rindenläppchen fortsetzen sieht, die ventronasal vom Balkenwulste ihre Lage haben. Diese ventral etwas verdickte, dorsal aber schmale Windung ist der Gyrus dentatus oder Fascia dentata Tarini, die unter dem Balkenende befindlichen Läppchen stellen die Balkenwindung dar. Die Furche zwischen Gyrus dentatus und Gyrus hippocampi ist die Fissura hippocampi. Sie zieht bis unter das Balkensplenium, wo sie entweder mit dem Sulc. corp. callosi oder mit der Fissura sublimbica

posterior kommuniziert. Die undeutlich hakenförmige Umbeugung des Gyrus hippocampi in den Gyrus dentatus wäre als Uncus anzusehen, der beim Pferde nur von ventromedial gesehen werden kann. Der letzterwähnte Gyrus dieses Tieres ist nur wenig gekerbt und trägt am oralen Rande den weißen Marksaum, die Fimbria, die dorso-nasal zum caudalen Fornixschenkel wird. Sein dorsales Ende ist oft ganz abgeflacht und bildet mit der Fimbria eine seichte Grube, in die sich das Corpus geniculatum laterale hineinlegt.

Der Bogen des Gyrus hippocampi trägt in seiner dorsalen Hälfte eine flache, meist von einer kurzen Furche halbierte Delle, die durch die Konvexität des vorderen Vierhügels erzeugt wird. Sein dorsales Ende reicht nicht an den Balken heran, sondern ist von diesem durch die obenerwähnte Balkenwindung, Gyrus callosus, getrennt, die nach Smith und Jakomini nichts weiter ist als veränderte Hippocampusformation, die unter dem Splenium corporis callosi ihre Lage hat. Die Windung ist beim Pferde 11,5 cm lang, 7 mm breit und keulenförmig. Sie zerfällt in einen dorsalen und einen ventralen Teil; der nasale Abschnitt des letzteren geht bei vielen Individuen äußerlich nicht in dasjenige des dorsalen über, sondern wird von ihm durch eine Umbeugung der Fissura hippocampi getrennt; caudal vereinigen sich beide Portionen und wenden sich gegen den Isthmus gyri fornicati, von dem sie durch den Sulcus corporis callosi oder auch von einer sie begleitenden kleinen Nebenfurche geschieden bleibt. Nach ihrem Zusammenfließen biegen sie, sich rasch verschmälernd, um das Splenium nach der Dorsalseite des Balkens um, auf der sie nach längerem Verlaufe für das unbewaffnete Auge verschwinden. In andern Fällen wieder geht die Fascia dentata ohne jede äußerliche Unterbrechung in die dorsale Portion der Balkenwindung über.

Die ventrale Portion des Lobus pyriformis bildet eine 1,5 cm hohe Erhebung an der Gehirnbasis, die wegen ihrer entfernten Ähnlichkeit mit einer Zitze mit dem gebräuchlichen Namen Zitzenfortsatz, Processus mamillaris Lobi pyriformis belegt wurde. An der Lateralseite zeigt hier der Lobus pyriformis zwei oder auch mehr Längsfurchen, die zur Fissura postrhinalis, beziehungsweise Processus posterior fissurae Sylvii parallel laufen. Es ist der Sulcus longitudinalis lobi pyriformis mit seinen Nebenfurchen. Oral fällt der Zitzenfortsatz gegen das Riechhirn steil ab und lateral setzt er sich in jene Verlängerung des Lobus pyriformis fort, welche in einem 1 cm breiten, 3 cm langen, flachen Windungsfortsatz an

der Fissura rhinalis entlang nach vorn läuft und sich an die weiß gefärbte laterale Riechwurzel anlegt; es ist dies der bajonettförmige Processus nasalis Lobi pyriformis.

Ist die Trennungslinie, wie dies zuweilen vorkommt, durch die Färbung und Fixierung nicht deutlich ausgeprägt, so hat es den Anschein, als ob die genannte Riechwurzel direkt in den Fortsatz des Lobus pyriformis übergehen würde; eine Scheidung ist dann nur auf histologischem Wege möglich. Der Außenrand des Processus nasalis Lobi pyriformis ist häufig ziemlich stark gekerbt und grau; die anliegende Riechwurzel weiß und glatt und sendet einen feinen Faserbelag über das Grau der anliegenden Windung.

Um Verwechselungen mit der älteren Nomenklatur hintanzuhalten, sei hier nochmals hervorgehoben, daß man unter Lobus pyriformis nicht nur die knopfförmige Erhebung an der Ventralseite des Gehirns im Bereiche der Schläfenregion zu verstehen hat, sondern die ganze Partie, die sich ventral vom Isthmus gyri fornicati nach ventronasal zwischen den Hirnstamm und die Fissura rhinalis hineinlegt und bis zur Substantia perforata nasalis erstreckt, beziehungsweise in den Lateralrand der äußeren Riechwurzel übergeht.

Die oral hiervon befindlichen Gebilde sind nach dem Hisschen Schema dem eigentlichen Rhinencephalon zuzurechnen. Es liegt oral von jener Linie, der entlang sich der vordere Rand des Tractus opticus, beziehungsweise das Chiasma opticum an die Hirnbasis anheftet. Unmittelbar vor dieser Linie finden wir einen 8 mm breiteren weißen, bis weißgrauen Querstreifen, die Substantia perforata nasalis, die, von zahlreichen Gefäßlöchern durchbohrt, medial in den Gyrus subcallosus übergeht; lateral endet sie am Abgange des Proc. nasalis Lobi pyriformis von seiner Basis. Oral von ihr liegt, nur durch eine seichte Rinne geschieden, das Trigonum olfactorium. Es bildet eine flache, kugelige Vorwölbung von grauer, durch Gefäßlöcher grubig vertieften Oberfläche und dreieckigem Grundrisse. Die längste Dreieckseite bildet die Grenzrinne gegen die Substantia perforata nasalis, die kürzeste die Furche gegen die laterale Riechwurzel, die mittlere diejenige der medialen Riechwurzel; sie lassen das Trigonum zwischen sich eingeklemmt. Die mediale Dreieckspitze biegt auf die mediale Hemisphärenfläche über. Die laterale Wurzel ist außen von einer seichten Rinne begrenzt, die sie von der Spitze des nasalen Fortsatzes des Lobus pyriformis abtrennt und eine größere Vene birgt. Medial kann man ebenfalls eine flache Furche zwischen lateraler Riechwurzel und Trigonum olfactorium

erheben, die in der Gegend der Substantia perforata anterior ausläuft.

Die mediale Riechwurzel ist innen durch den flachen Sulcus parolfactorius von dem anstoßenden Rindengebiete, und lateral durch eine gleichfalls sehr seichte Rinne vom Trigonum olfactorium abgesetzt. Vorn, am Zusammenflusse beider Riechwurzeln, sieht man an manchen Gehirnen ziemlich deutlich zarte, wellig geschwungene, weiße Faserbündchen aus dem Tractus olfactorius kommen und sich in der grauen Oberfläche des Trigonum olfactorium verlieren. Man kann sie als die Andeutung einer dritten Riechwurzel auffassen.

Aus der Vereinigung der Riechwurzeln geht der über 1 cm breite und flache Tractus olfactorius hervor, dem der große Geruchskolben als Endorgan aufgesetzt ist. Die Bulbi olfactorii sind beim Pferde bis 1,5 cm breit und 4,5 cm lang. Ihre weiße, aus den Fasern des Tractus olfactorius und der Pars olfactoria Commissurae nasalis aufgebaute Wand umschließt eine geräumige Höhle wie ein steifwandiger Sack. Dieser Lymphraum kommuniziert durch einen dünnen, den Tractus olfactorius durchziehenden Kanal mit den Seitenventrikeln des Großhirns. Ventral trägt der Bulbus olfactorius eine 2 mm dicke, aus der Schicht der Fila olfactoria und dem darunterliegenden Stratum griseum geformten, zottig-bürstenförmigen grauen Überzug, der seinen Dorsalrand sowohl medial wie lateral etwas umgreift und caudal mit einer stumpfen Spitze bis auf 1 cm an das Trigonum olfactorium heranreicht.

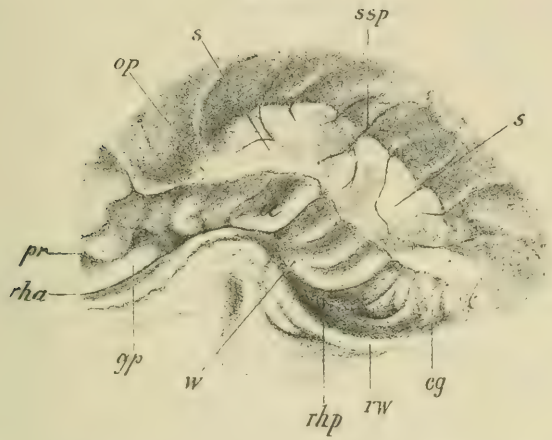
Es erübrigt sich noch einige besondere Windungen hervorzuheben, die außerhalb des gangbaren Schemas stehen, jedoch für die Charakterisierung der Oberflächenkonfiguration des Pferdes bedeutungsvoll sind.

Die wichtigste ist die Inselwindung. Sie differenziert sich, wie wir gesehen haben, in einem sehr frühen Entwicklungsstadium von dem übrigen Cortex.

Wie wir bereits bei der Besprechung des Furchenschemas erfahren haben, kann man von der Fossa sylvia aus einen Spalt an der Seitenfläche der Hemisphäre auseinanderzwängen, der dem nasalen und caudalen Aste der Fissura Sylvii entspricht, deren dorsaler Rand durch das Überhängen jener Portion des Pallium geformt wird, die wir als Operculum bezeichnen; hebt man dieses vom Gehirn ab oder bricht es los, so liegt das Inselgebiet frei zutage. Nach außen ist es begrenzt durch den dorsolateralen Rand des

Lobus pyriformis, der sich durch die Fissura postrhinalis vom eigentlichen Rindengebiete absetzt. Medial von dieser Furchenlinie erhebt sich die Hemisphärenfläche in einer steilen, palisadenartig gerieften Wand; die vertikal stehenden Wülste erscheinen als Fortsetzung jener Windung, die zwischen dem Processus anterior fissurae sylviae und der Fissurae praesylviae dahinziehend, mit stärkerer Schlängelung unter den Deckelrand tritt. Wegen der räumlichen Beziehung dieser Windung zum Inselgebiete scheint es angemessen, diese Windung als Inselstiel oder Gyrus praeinsularis zu bezeichnen. Die

Fig. 37.



Freigelegtes Inselgebiet der Hemisphäre eines jungen Pferdes. 2/3 der nat. Gr.
s s Schnittfläche im Operculartеile zur Aufdeckung des Inselgebietes; *op* oraler Rand des Deckels; *ssp* Fissura suprasylvia posterior; *pr* Fiss. praesylvia; *rha* Fiss. rhinalis anterior; *gp* Gyrus praeinsularis; *a* unbedeckter Inselteil; *w* Inselpol; *rhp* Grund der Fiss. rhinalis posterior; *rw* ventraler Randwulst dieser Furche; *cg* caudaler Abschnitt der Inselrinde.

Benennung nach seinen Grenzfurchen möchte ich wegen der großen Variationsfähigkeit dieser vermeiden. Knapp unter dem Rande sieht man noch zwei deutlich abgrenzbare Querwülste, von denen einer oder auch beide auf älteren Schemen fälschlich als eigentliche Insel bezeichnet werden; die weiter caudal folgenden, bereits operculescierten sind weniger hoch, dafür aber länger, gegenseitig nicht so scharf abgesetzt und bilden zwei Gruppen: Einen nasalen, dem Rande des Lobus pyriformis aufgesetzten, aus drei bis vier nebeneinander gelegten, 1,5 cm langen Stücken, Gyri breves bestehenden Windungskomplex, und einen caudalen, der gegenüber dem ersteren etwas tiefer gegen die Großhirnrinde zurücktritt. Die nasale

Gruppe zeichnet sich durch große Regelmäßigkeit aus. Ihre Strahlen fahren fächer- oder fingerförmig von einer ventralen, etwas schwächeren Basis, dem sogenannten Inselpole, nach dorsal auseinander. Der caudale Komplex ist weit unregelmäßiger und besteht aus fünf bis acht Stücken, die in strickartiger Anordnung vorwiegend caudodorsal emporsteigen, zuweilen aber, wie Flatau-Jacobson angeben, auch ganz fehlen können, so daß das ganze Feld glatt bleibt. Der nasale Komplex wird mit der Insel des Menschen homologisiert; der caudale wird von Holl der oberen Fläche des Rhinencephalon zugerechnet. Zur Insel gehörig kann er nicht betrachtet werden, wenn für deren Umgrenzung die Lagebeziehung ihrer Rinde zum Claustrum und zum Linsenkerne als maßgebend angenommen wird, wie dies beim Menschen üblich. Nach meinem Materiale ist die Insel 1,5 cm hoch, ebenso breit und kann nach dem caudalen Abschnitte noch zwei Windungen angesetzt haben, die eine Art Übergang zu den letzteren bilden. Am intakten Gehirn ist die Insel bis auf ihren oralen Teil ganz verdeckt.

Ich habe oben die Scheinbarkeit des Übergangs der Inselformation in den Inselstiel deswegen besonders hervorgehoben, weil häufig tiefe Querfurchen die Kontinuität jener ziemlich beträchtlich unterbrechen und weil das ganze Aussehen der Insel, soweit es sich um eine Prüfung desselben mit unbewaffnetem Auge dreht, vielmehr auf die Zugehörigkeit zum Lobus pyriformis als zum übrigen Cortex schließen läßt. Hier sei auch eingeflochten, daß die Umgrenzung der Insel nach der Claustrumfläche beim Pferde kein befriedigendes Resultat ergibt, da, wie Holl selbst betont, die Vormauer sich über die Fissura rhinalis hinaus in das laterale Gebiet des Riechhirns erstreckt, das demnach noch zur Insel geschlagen werden müßte. Außerdem reicht die Vormauer so weit ins Stirnhirn hinein, daß auch nach proximal eine Vergrößerung des Inselgebietes notwendig gemacht wurde, so daß wir sagen können, daß das distale Ende des Inselstiels als freiliegender Inselteil auf eine etwa 1—2 cm lange Strecke noch zur Insel zu rechnen ist. Wir können aber der Auffassung von Forgeot-Lèsbre nicht zustimmen, in dieses Areal auch noch die proximalen Verbindungen des Gyrus praeinsularis mit dem Orbital- und Stirnhirne zu zählen; auch scheinen die Autoren nur den unbedeckten Inselteil zu betrachten. So fasse ich wenigstens ihre Äußerung auf (l. c. S. 118): »On voit .... l'insula sortir de la base de la scissure de Sylvius et se diviser bientôt en deux plis, qui se bifurquent à leur tour pour se continuer d'une part avec le

lobule orbitaire, d'autre part avec la circonvolution commune antérieur.«

Eine andre, mir erwähnenswert erscheinende Windung liegt im Gebiete der zweiten Bogenwindung dort, wo sie nach dem Stirnpole der Hemisphäre abfällt.

Sie ist medial durch jenes Stück der Fissura suprasylvia begrenzt, das sich in größter Nähe der Mantelkante befindet, caudal durch das obere Ende der Fissura diagonalis und oral von dem Furchenkomplex γ von Flatau-Jacobson umschrieben. Bei der großen Unregelmäßigkeit der letztgenannten zwei Furchen ist seine caudoventrale Grenzlinie oft ziemlich schwer nachzuweisen. Der Gyrus ist 1 cm breit, 3 cm lang und wendet sich von der Kantennähe der Fissura suprasylvia nach lateral, wo er nach kurzem Verlaufe steil abfällt und endet. Er ist selbst dadurch aus dem diffusen Windungsgewirr, durch die Pia mater hindurch, leicht herauszufinden, daß er sich weit emporwölbt und sich aus der Umgebung schärfer abhebt, als die übrigen Windungen der dorsolateralen Hemisphärenfläche; zuweilen ist er so prominent, daß für ihn eine eigne Vertiefung im Schädeldache sich vorfindet, die sogar außen, d. h. am Boden des Sinus frontalis, wahrgenommen werden kann. Wie unser Vergleich mit den fötalen Gehirnen zeigt, ist er aus dem vordersten Pole des Gyrus secundus hervorgegangen und kann seiner Gestalt nach als Gyrus prominens bezeichnet werden (vgl. Fig. 34, 30, 31 und 38).

Ein Gyrus sigmoideus ist der Häufigkeit des Übertritts der Fissura cruciata auf die dorsale Hemisphärenfläche entsprechend oft und deutlich ausgeprägt, wenn auch seine Größe mit demjenigen des Hundes in keinem Vergleiche steht. Eine sigmoideus-ähnliche Formation ist nicht nur auf den Figuren ersichtlich, sondern sie wird auch auf dem meist so rudimentären Hirnschemen des Chauveauschen Handbuches angegeben. Sie kann in vielen Fällen fehlen, aber durchaus nicht immer, wie Schellenberg meint.

Hier möchte ich noch auf eine Windung hinweisen, die gerade dort erscheint, wo die laterale Hemisphärenfläche nach der Kleinhirnfläche umschlägt. Der dieser Kante entlang vom caudalen Ende des Lobus pyriformis bis zum Occipitalpole der Hemisphäre in einer Länge von 4 cm dahinziehende, kaum 0,5 cm breite gerade Gyrus ist bereits in das Ellenbergersche Schema (S. 796) als Ausnahme eingetragen, weil er zuweilen von der Fissura ectolateralis oder der Fissura suprasylvia eingeschnitten wird. Ich finde ihn an etwa 20 % meines Materials ganz typisch und an weiteren 50 % zwar

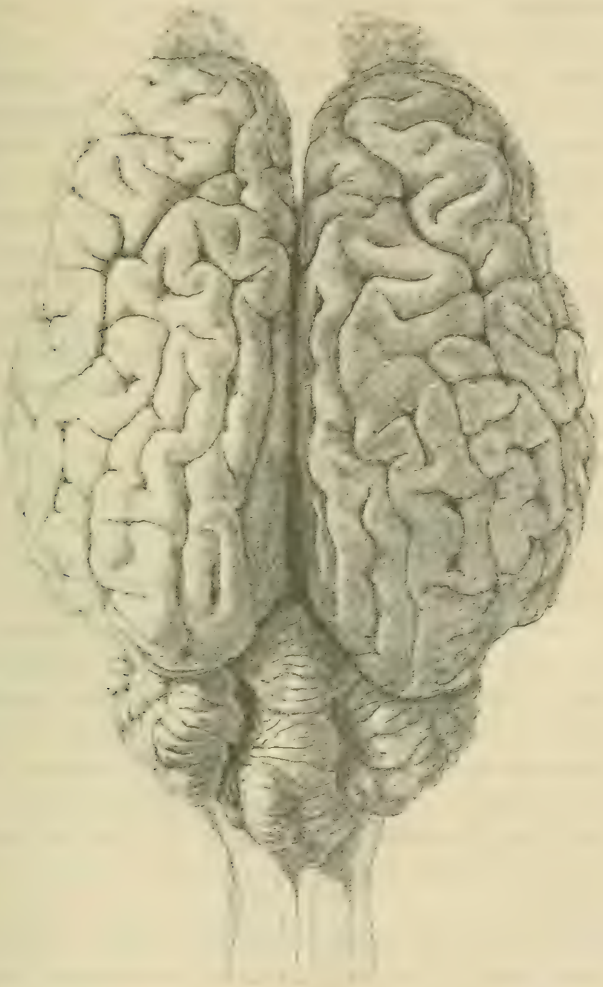
von seichten Furchen eingeschnitten — aber seine Teilstücke so geradlinig hintereinander angeordnet, daß sie als einheitliche Windung imponieren. Es wäre vielleicht daran zu denken, daß an seiner Bildung die Formation der Schädelkapsel insofern beteiligt ist, als durch das Hineinwachsen der Hemisphäre in jenen verhältnismäßig tiefen Winkel, den die Tentoriumbasis mit der Schädelseitenwand bildet, die Vereinigung ursprünglich nicht zueinander gehöriger Windungen zu einem gemeinsamen Gyrus angeregt wurde.

Von den allgemeinen Formverhältnissen der äußeren Gestaltung des Hemisphäriums ist hervorzuheben, daß es langgestreckt und schmal ist. Die mediale Seite ist bis auf die den Sinus rectus enthaltende, hinter dem Balkensplenium aufsteigende Rinne ganz flach; caudal von ihr verlöten die beiden Hemisphären sehr häufig an einer kleinen Stelle. Die Kleinhirnfläche ist gleichfalls ziemlich eben und enthält nur dem vorderen Vierhügel gegenüber eine seichte Impression, die Vierhügeldelle. Die größte Hemisphärenwölbung findet sich in der Umgebung der Kantennähe der Fissura suprasylvia und über dem Lobus pyriformis. Hingegen ist die laterale Region des Stirnhirns und diejenige, welche sich medial von der Fissura ectolateralis ausdehnt, ziemlich flach zu nennen. Demgemäß ist der Querschnitt des Stirnhirns im Vergleich zu dem der caudalen Hälfte hoch und schmal. An der Stelle, wo die flache Stirnhirnseite nach der Dorsalfläche umbiegt, zeigt die Hemisphäre durch den Gyrus prominens eine starke Hervorwölbung, die wie ein Buckel aus der Umgebung hervorragt. Caudal schließt die Hemisphäre mit einer stumpfen Ecke ab. An Gehirnen alter Pferde findet man manchmal an der Ventrolateralseite des caudalen Hemisphärenabschnittes zwischen Fissura lateralis und Fissura suprasylvia eine gegen den Lobus pyriformis ziehende seichte, rinnenförmige Impression.

Was die Abgrenzung der Lappen anbelangt, so kann sie, wie dies schon früher erwähnt worden ist, nicht ganz so durchgeführt werden wie beim Hunde. Am besten umgrenzt ist der Sichellappen, Lobus falciformis; er begreift, wie bei den Carnivoren, das eigentliche Rhinencephalon, den Gyrus fornicatus und den Lobus pyriformis in sich. Das übrigbleibende Rindengebiet, das Pallium, wäre zu zerlegen in ein Occipitalhirn oder Lappen, nach dem Vorschlage Schellenbergs abgeschnitten von einer Frontalebene, die das Splenium des Balkens tangiert. Analog könnte man einen Stirnhirn- oder Frontallappen durch eine das Balkenknie treffende Parallelebene abtrennen. Das zurückbleibende Zwischenstück läßt eine

weitere Teilung nur insofern zu, als man das die Insel überlagernde Operculum mit einem Teil des Temporallappens homologisiert.

Fig. 38.



Dorsalansicht des Gehirns eines erwachsenen Pferdes, nach der Photographie eines im Schädel gehärteten Präparates. $^3/_4$ der nat. Gr.

Eine natürliche Grenze des letzteren gegen einen übrigbleibenden Parietallappen ist am Rindenmantel ebensowenig ausgedrückt, als diejenige des Stirn- und Occipitalhirns. Wenn wir daher den Ausdruck Operculum der Kürze halber eingeführt wissen wollen, so müssen wir

stillschweigend der Einschränkung gedenken, daß es nicht entscheidbar ist, welcher Teil dem Operculum fronto-orbitale, parieto-frontale et temporale hom. entspricht. Vermutlich ist es dem letzteren homolog.

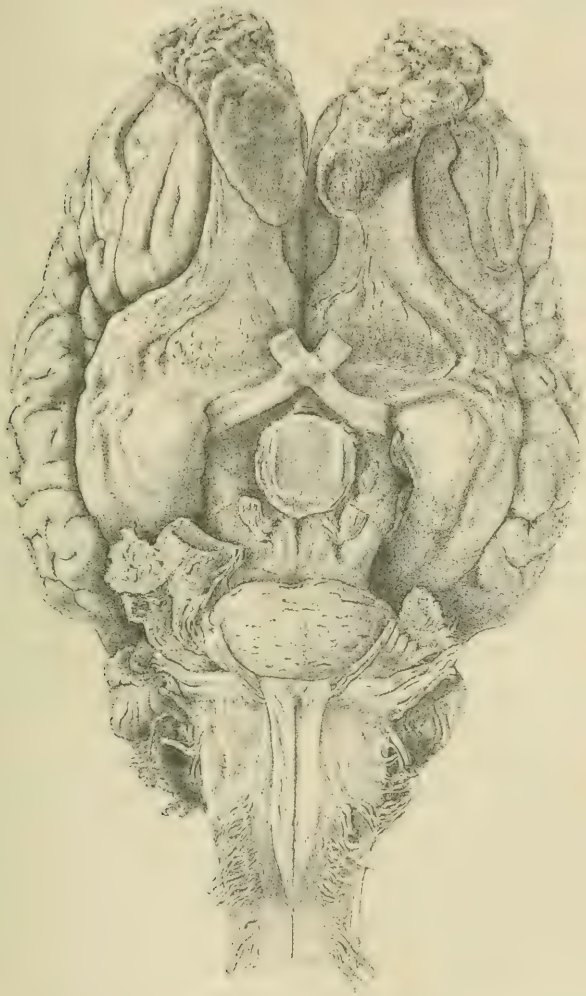
Endlich wäre noch die Insel zu nennen. Sie als Lobus insulae aufzufassen, entspricht ihrer Abstammung, da sie bei den Primaten einen wirklichen Lappen, beim Pferde aber nur eine rudimentäre Form darstellt. Nach Holl ist die Insel phylogenetisch der ersten Urwindung des Carnivorengehirns homolog. Konsequent wird dann die herkömmlich als erste Bogenwindung bekannte Windung zur zweiten, die Fissura Sylvii der Autoren zur Fissura ectosylvia usw. Als Andeutung einer Sylvischen Furche wäre nach ihm jene kleine Furche zu betrachten, die von der Insel vertikal von dem Riechhirnanteile dieser in die Fissura rhinalis zieht. Sie ist manchmal etwas tiefer wie die von den Gyri breves eingeschlossenen Furchen, oft aber auch kaum mehr nachweisbar. Clarke nennt sie die Fissura transinsularis.

Bei dem dermaligen Mangel verläßlicher Anhaltspunkte in entwicklungsgeschichtlicher und funktioneller Richtung zu einer homologisierenden Abgrenzung des Temporallappens und des Parietallappens steht ein rein topographisches Einteilungsprinzip zu Recht: Als Temporallappen wäre der Operculartеil der Hemisphäre dorsal bis zur Fissura suprasylvia aufzufassen. Dorsal von ihm läge dann der Parietallappen, der nasal von dem horizontalen Schenkel der Fissura transversa scharf abgeschnitten wäre. Hiermit sind wenigstens zur Oberflächenorientierung einige leicht auffindbare und konstante Grenzen gegeben, die so lange zu gelten hätten, als nicht morphologische wie physiologische Untersuchungen über ihre Homologie weiteren Aufschluß ergeben haben werden. Die genannte nasale und laterale Grenze des Parietal- oder Dorsallappens scheint mir um so annehmenswerter, weil sie bei den Ruminantiern mit noch größerer Deutlichkeit hervortritt.

Unterziehen wir die Befunde am Fötengehirn und an demjenigen erwachsener Individuen einer vergleichenden Betrachtung, so ergeben sich einige allgemeine Folgerungen. Hinsichtlich der Furchen sehen wir, daß die sogenannten Hauptfurchen in einem ziemlich frühen Entwicklungsstadium der Fötalperiode angelegt sind und von da bis zum fertigen Zustande eine immer weitergehende Gliederung erfahren. Die Rindenfurchung beginnt im vierten Embryonalmonat. Es ergibt sich kein Anhaltspunkt dafür, daß irgendeine der Furchen im Laufe der Entwicklung wieder ver-

schwindet. Diejenigen des Sichellappens scheinen neben der Abgrenzung des Inselfeldes am frühesten aufzutreten. Ihnen reiht sich

Fig. 39.



Ventralansicht des Gehirns eines erwachsenen Pferdes. Nach der Photographie eines im Schädel gehärteten Präparates. 3/4 der nat. Gr.

die Fissura suprasylvia als nächst jüngere und dann die Fissura lateralis und ectolateralis an. Die Fissura Sylvii erscheint verhältnismäßig spät; ihr folgt dann erst die Fissura cruciata, wenn es überhaupt zu einer Entwicklung einer solchen kommt. Hinsichtlich

dieser Furche sind wir beim Pferde nicht in der Lage, über ihre Existenz ohne weiteres zu entscheiden, wenn wir an der Charakteristik der Hauptfurchen, wie: Lokalisation, Tiefe, Konstanz und frühe Anlage festhalten wollen.

Wir wissen zunächst nur, daß die bisher als Kreuzfurche angesehene Bildung dieser nicht entspricht, sondern eine Furche für sich, die Fissura transversa, darstellt. Durch die Schule Martins ist die Stichhaltigkeit der alten Angaben von Chauveau bewiesen worden, daß die genannte Furche weiter nasal zu suchen ist und die Kraft der Komparationen Schellenbergs, vom Ruminantiergehirn ausgehend, hat die Richtigkeit dieser Annahmen dargetan. Allein es muß besonders betont werden, daß die Entwicklung der Fissura cruciata beim Pferde eine solche ist, daß es, um an ihrer Existenz festzuhalten, nicht nur unausgesetzter Vergleiche mit den Gehirnen der Ruminantier und Suiden, sondern zugleich aller Möglichkeiten des Ziehenschen Variationsgesetzes bedarf. Sie ist auch nicht als vorübergehende Furche im Sinne Eckerts anzusehen, die wenigstens in einem Fötalstadium vorhanden ist und dann wieder verschwindet; denn sie erscheint später wie alle Hauptfurchen — und hat eine progrediente Entwicklung. Ihre definitive Ausbildung ist ungleichmäßig. Ausgesprochene tiefe Furchenbildung mit sigmoidensähnlicher Begrenzungswindung ist ziemlich häufig; sie kann aber auch vollkommen fehlen. Wir müssen daher mit dem Satze schließen: Die Fissura cruciata des Pferdes ist in ihrer Entwicklung auf einem gewissen Tiefstande angelangt; sie ist rudimentär und nicht mehr vollkommen konstant.

Die Windungen sind am Sichellappen sehr typisch und früh angelegt. An dem embryonalen, vollständig glatten Pallium kommt es anfänglich zu einer großen Randwindung und Seitenwindung, Gyrus primus und Gyrus secundus. Der caudale Teil der Randwindung zerfällt bereits zu einer Zeit in zwei Längswülste, in der ihr nasaler Teil noch vollständig glatt ist. Erst später tritt dann in den letzteren eine Querteilung von ziemlich geringer Konstanz ein. Das Inselgebiet wird erst im späteren Fötalleben vom Cortex überdeckt und gefurcht.

Die Formation eines Gyrus sigmoideus ist inkonstant, diejenige einer *w*-Windung (Schellenberg) sehr selten und einer späten Fötalperiode angehörend.

Die Einteilung des Pallium in vier Bogenwindungen ist am Pferdegehirn ungezwungen nicht vollständig, und nur dann durch-

führbar, wenn wir eine Reihe von Annahmen machen, wie: Totale Reduzierung des oralen Abschnitts eines dritten oder vierten Windungsbogens, enorme Vergrößerung und Streckung des zweiten und starke Rückbildung des ersten Bogens der Urwindungen im Laufe der Entwicklung. Belege für eine solche Sukzession von Gliedern in der Kette der Entwicklung in der absteigenden Tierreihe sind bisher nicht gezeigt worden.

Die Bildung von Nebenwindungen geschieht am Sichellappen am frühesten, dann scheint die feinere Gliederung der fötalen Randwindung und darauf die des fötalen Gyrus secundus aufzutreten. Zuletzt folgt die des Stirnpols.

Maße. Ich habe bei den Furchen und Windungsverhältnissen deshalb keine Maßzahlen angegeben, weil dies bei der großen Variabilität ziemlich wenig Wert besitzt. Auch die hier folgenden Ziffern entsprechen nur schwankenden Mittelzahlen, da schon das Gewicht des Gehirns erwachsener Pferde (62 Wägungen) zwischen 560—715 g liegen kann.

Länge der Hemisphäre 12 cm.

Höhe der Hemisphäre in der Gegend der Spitze des Lobus pyriformis gemessen 7,5 cm.

Medialer Durchmesser der Hemisphäre über der Insel 5 cm.

Länge der Kleinhirnfläche 5 cm.

Breite der Kleinhirnfläche 4,5 cm.

Dicke des Gyrus dentatus 0,5 cm.

Länge des Gyrus hippocampi 4,5 cm.

Dicke des Gyrus hippocampi 1 cm.

Größte Breite des Riechhirns an der Hirnbasis 4 cm.

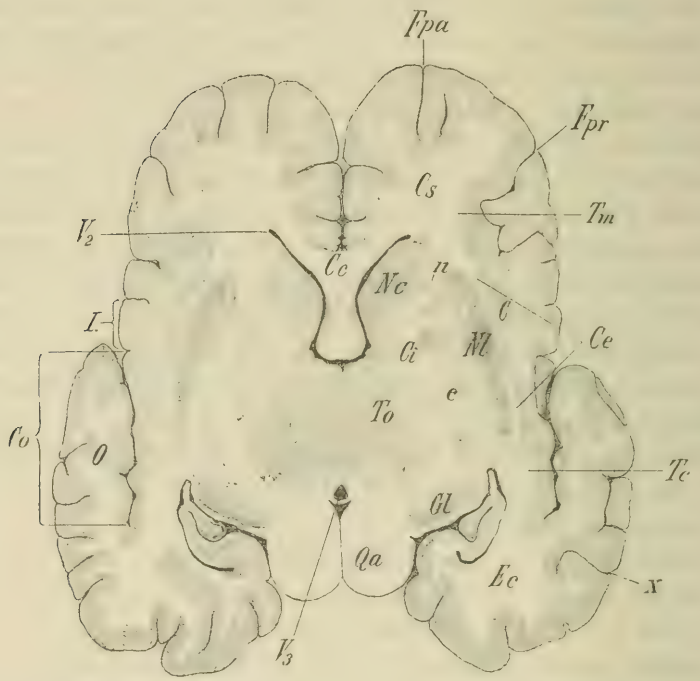
Distanz zwischen beiden Processus mamillaris gyri pyriformis 3,5 cm.

Die unterhalb des Cortex liegende weiße Substanz des Großhirns ist beim Pferde sowohl im Stirn- wie im Occipitalhirn in ziemlicher Menge angesammelt, so daß Schellenberg ein nasales sowie ein caudales Centrum semiovale annimmt. Beide Zentren sind durch jene mächtigen Faserungen ineinander übergehend, welche sich seitlich von dem Großhirnventrikel befinden und unter dem Begriffe sagittales Marklager zusammengefaßt werden. Die Peripherie dieses großen Markkerns wird durch die tiefen und zahlreichen Furchen in lange, schmale Markzungen aufgelöst. Eine Schichtung der zentralen Markmassen ist mit freiem Auge sowohl an ganz frischen Präparaten, sowie auch an Chrompräparaten deutlich ablesbar. Die

übliche Dreiteilung des sagittalen Marklagers in Tapetum, Sehstrahlung und Fasciculus longitudinalis inferior und die Balkenstrahlung kann an frontalen Durchschnitten zuweilen auch durch Ausbrechen an gehärteten Gehirnen demonstriert werden.

Die Lage der zentralen Ganglienmassen: Die Begrenzung

Fig. 40.



Horizontalschnitt durch das Großhirn eines neugeborenen Pferdes. 3/5 der nat. Gr. *Fpa* Fissura praesylvia anterior; *Fpr* Fiss. praesylvia; *Cs* Centrum semiovale; *Tm* nasales, *Tc* caudales Ende der Vormauer *C*; *Ce* Capsula externa; *Cc* Corp. callosum; *Nc* Nucleus caudatus; *Nl* Nucl. lentiformis; *Ci* Knie der Capsula interna; *n* ihr nasaler, *c* ihr caudaler Schenkel; *To* Thalamus opticus; *x* Ast der H-Furche von Flatau-Jacobson; *Ec* zentrales Marklager des Occipitalhirns; *Gl* Gangl. genic. laterale; *Qa* vorderer Vierhügel; V_3 Dritter Ventrikel; *O* Operculum; *Co* verdeckter Teil der Inselrinde; *I* freiliegender Abschnitt der Insel; V_2 Cornu anterius der Großhirnseitenkammer, durch das Foramen Monroi in Zusammenhang mit dem gegenseitigen.

des Nucleus caudatus, Nucleus amygdalae, Nucleus lentiformis und der Verlauf jener Faserbahnen, die dem Stabkranze oder den Kommissuren des Großhirns angehören, kann an frischen Präparaten nur unvollkommen studiert werden.

Der Nucleus caudatus ragt mit seiner medialen Seite in den Seitenventrikel hinein; ein geringer Teil ist im Hemisphärenmark

eingelassen. Seine intraventriculäre Oberfläche ist glatt, grau, zuweilen auch mit seichten Eindrücken versehen: sein Kopf ist seitlich zusammengeschoben und ziemlich flach. Nasal trifft man dieses Ganglion in einer Querschnittsebene, die $^1/_2$ cm oral vom Balkenknie geführt wird, als mandelförmiges Gebilde, im Bereiche des Balkenknies ist es bereits 3 cm hoch und 0,5 cm breit und beginnt sich lateral durch dicke Faserbündel von dem Nucleus lentiformis loszutrennen, mit dem es an seinem nasalen Pole konfluiert. Seine ventrale Fläche ist von dem kaum 2 mm dicken Grau des Trigonum olfactorium durch einen dünnen Faserbelag geschieden und trägt zur Vorwölbung dieses Gebildes bei. In der Höhe der nasalen Chiasmakante hat sich der Kopf des Nucleus caudatus bereits weit von der Gehirnbasis zurückgezogen und erscheint im Querschnitt als ein Bogenzweieck von sehr flachem Außenkontur. Dieses ruht der dicken Schicht weißer Substanz auf, die sich zwischen ihm und der weißen Substanz einschiebt und die innere Kapsel repräsentiert. In der Höhe des Corpus mamillare ist er bereits mit seinem Schweife über die Dorsalfläche des Thalamus opticus emporgestiegen und nur mehr 1 cm hoch und 0,4 cm breit. Caudal nimmt er nun rasch an Umfang ab und zieht als kaum 3 mm dicker grauer Faden in einem nach unten offenen Bogen in das Unterhorn des Seitenventrikels bis in die Nähe des Uncus.

Der Nucleus lentiformis, der, wie erwähnt, oral von dem früher genannten Ganglion nicht zu trennen ist, liegt caudoventral von ihm, ist 3 cm lang, 2 cm hoch und 5 cm breit; er erreicht seine größte Entwicklung in der Höhe des Tuber cinereum und ist in derjenigen des Corpus mamillare wieder stark reduziert. Die gegenseitige Lage beider Ganglien überblickt man an frischen Gehirnen am besten an einem Schnitte, der horizontal etwa 1 cm über dem Trigonum olfactorium so geführt wird, daß man die Epiphyse oder den vorderen Vierhügel trifft. Man sieht dann nasomedial den Nucleus caudatus und caudomedial den Thalamus opticus. Zwischen beiden, von ihnen durch die 6 mm breite innere Kapsel geschieden, liegt der Nucleus lentiformis, an dem man undeutlich ein äußeres und ein inneres Glied wahrnimmt. An seiner Außenseite zieht sich eine schmale weiße Leiste, die äußere Kapsel, und lateral von dieser noch eine schmale graue Leiste dahin, die von der Rinde der Fissura Sylvii posterior durch eine dünne Markfaserung geschieden wird. Sie ist dem Claustrum hom. homolog.

Ganz caudal schließt sich an den Linsenkern der Nucleus

amygdalae, der in der Frontalebene des Ganglion habenulae am stärksten entwickelt ist und von oral her in die Spitze des Unterhorns des Seitenventrikels etwas hineinragt. Er ist 1 cm lang, ebenso hoch, 6 mm breit und im frischen Präparate von dem Nucleus lentiformis nicht zu trennen.

Die Ammonshörner stellen zwei, 8—12 mm dicke Bogenwülste dar; der im Gyrus hippocampi sich nach innen umschlagende Hemisphärenrand wendet sich nach kaum 1 cm langem Verlauf wieder im Gyrus dentatus zurück und formiert jenen dicken Strang, den wir als Ammonshorn beim Pferde in so kräftiger Entwicklung sehen. Die Grenze zwischen dem Gyrus hippocampi und dem eigent-

Fig. 41.

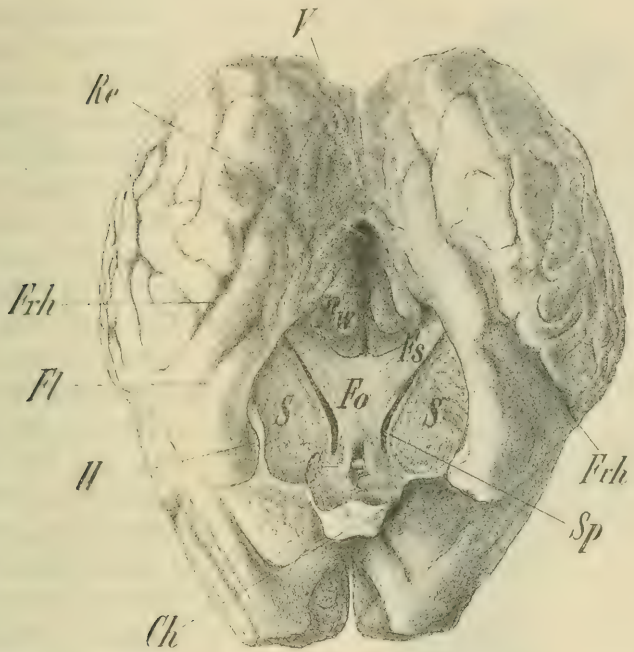
Seitenansicht der rechten Ammonswindung eines Pferdes. 2/3 der nat. Gr.
v ventrales, *d* dorsales Ende des Ammonshorns; *Hr* abgeschnittener Hemisphärenrand; *Pl* Plexusstreifen des Ventrikel-Unterhornes; *S* Schnittfläche zur Entfernung des Stirnmantels.

lichen Ammonshorn oder Seepferdefuß ist an jene Stelle zu verlegen, wo der Gyrus dentatus mit dem Gyrus hippocampi durch eine gefäßreiche Duplikatur der Pia mater verwachsen ist. Beide Cornua Ammonis umkreisen als Caudalwand der Hinterhörner der Seitenventrikel den Hirnstamm in einem nach vorn offenen Bogen, der seinen Anfang am Uncus und sein Ende unter dem Balkenwulst hat. Ihre dorsalen Enden berühren sich median über den Sehhügeln. Bei sorgsamer Präparation überzeugt man sich, daß nicht die ganze Ammonsformation unter dem Balken endet, sondern daß sich knapp hinter dem Splenium das caudale Ende der Balkenwindung resp. die Fortsetzung des Gyrus dentatus jeder Seite rasch zu einem dünnen, makroskopisch nicht weiter differenzierbaren Strang umformt und als feine, graue Leiste, über der Balkenmitte liegend, als

Gyrus supracallosus oder Stria longitudinalis Lancisii nach vorn zieht, wo ihr weiterer Verlauf nur an Serienschnitten festgesetzt werden kann.

Die Ammonshörner sind an der, dem Ventrikelinnern zugewendeten Seite von einem weißen Faserbelage, dem Muldenblatte oder

Fig. 42.



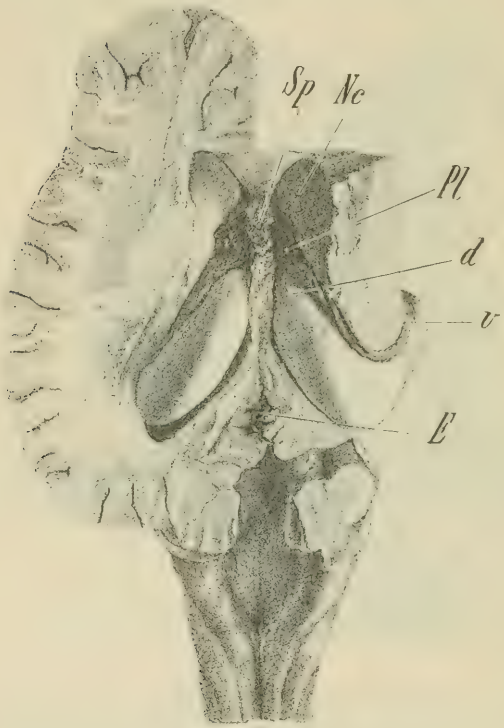
Ventralansicht des Großhirns eines Pferdes nach Wegnahme des Hirnstammes. 2/3 der nat. Gr. Tela chorioidea samt Plexus sind entfernt.

S,S Schnittfläche im Zwischenhirn; *Fo* Fornix ventralis; *C* Columna fornicis; *Fs* Crus fornicis; *Bw* Balkenwindung; *V* Verlötungsstelle der Hemisphären; *Re* Hohlraum zwischen beiden Hemisphären, in der der Epiphysenschlauch seine Lage hat; *Frh* Fissura rhinalis posterior; *Fl* Fiss. longitudinalis lobi pyriformis; *U* Uncus; *Ch* Chiasma opticum; *Sp* Plexusspalte zwischen Fornixrand und Nucleus caudatus.

Alveus bedeckt, dessen Elemente an der oralen Hippocampuskante sich zu einem weißen, schmalen Streifen, der Fimbria, zusammendrängen. Diese wird nach dorsonasal allmählich breiter, fließt mit der gegenseitigen unmittelbar vor der Balkenwindung zu einem dreieckigen Faserblatte, dem Körper des Fornix ventralis, zusammen. Beide Fimbrien werden auch als caudale Schenkel des Fornix, Crura fornic. bezeichnet. Von dorsal, nach Eröffnung der Seitenventrikel überblickt,

stellt sich der Fornix ventralis als weißes, 4 mm dickes, sich pfeilförmig zuspitzendes Blatt dar, das, von der Konvexität der dorsalen Hippocampusenden herabsteigend, sich über den vorderen Abschnitt der Thalamusoberfläche hinüberwölbt und von ihr nur durch die Tela chorioidea getrennt ist. Mit seinen Seitenkanten in den tiefen Furchen aufruhend, die zwischen Thalamus und Nucleus caudatus jederseits hinziehen, Thalamus-Striatumfurche, verschmälert er sich nasal sehr rasch und wendet sich in seinem Verlaufe nach der Hirnbasis immer mehr vom Balken ab. Ganz nasal hat er nur mehr die Breite von 4 mm, schließt mit dem Thalamus den Kreuzweg von dem dritten Ventrikel zu dem Seitenventrikel, das Foramen interventriculare Monroi, ein und teilt sich in zwei drehrunde Bündel, die Columnae fornicis, die das Mittelstück eines weißen Querfaserzuges, der Commissura nasalis passieren und sich dann in die basale Region des Gehirns einsenken. Im allgemeinen ist der Fornix ventralis des Pferdes gegenüber den sonstigen in die Seitenventrikel ragenden Organen so unbedeutend, daß, wenn man diesen Raum abdeckt und das Gehirn nicht auseinanderzieht, man eigentlich nur den Nucleus caudatus und die Ammonshörner erblickt. Zwischen beiden liegt der umfangreiche Plexus lateralis, der erst weggeschoben oder abgetrennt werden muß, um den an seiner Basis kaum

Fig. 43.



Boden der Seitenventrikel eines Pferdes nach Abkappung der Hemisphären. 2/3 der nat. Gr.

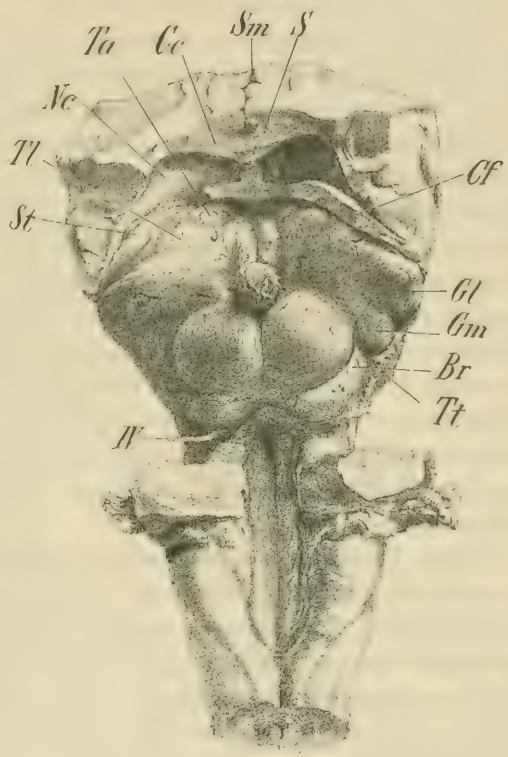
Nc Nucleus caudatus; *Sp* Septum pellucidum; *Pl* Plexus lateralis mit kleinem Cholesteatom; *d* dorsales Ende der Ammonswindung; *v* deren ventrales Ende; *E* quergetroffener Epiphysenschlauch.

1,5 cm breiten Fornixkörper zu sehen, dessen Ränder gewöhnlich ventral umgeschlagen in der Thalamusstriatumfurche liegen.

Zwischen der Mitte der ventralen Balkenfläche und der dorsalen Fornixfläche ist das beim Pferde ventrikellose Septum pellucidum aufgespannt.

Der Balken ist verhältnismäßig wenig entwickelt; er ist etwa 6 cm lang und 5 mm dick; sein Splenium ist nur ganz wenig stärker als sein Körper. Das dünne nach oral umgeschlagene Ende des Spleniums schärft sich rasch zu und legt sich als queres, weißes Band zwischen die dorsalen Enden der Ammonshörner. Soviel man an Abfaserungspräparaten und Schnittscheiben sehen kann, begibt sich der oralste Abschnitt der Umschlagsportion ganz an der Oralspitze der Ammonshörner in das Mark der Balkenwindung; weiter caudal überbrücken seine Fasern diese und strahlen in das Mark des Gyrus hippocampi ein. Selbst die schon vom Splenium unmittelbar kommenden Bündel nehmen diesen Weg und bilden so einen Bogen, der mit seiner Öffnung nach hinten, mit seinem, im Splenium liegenden Pol nach vorn sieht. Die Fasern des oralsten Abschnitts sind kurz und rein quergerichtet; die caudaleren werden immer länger und

Fig. 44.



Zwischen- und Mittelhirn eines jungen Pferdes, von dorsal und caudal gesehen. 2/3 der nat. Gr.

Cf Crus fornicis; *Gl* Gangl. genicul. laterale; *Gm* Gangl. geniculat. mediale; *Br* hinterer Vierhügelarm; *Tt* Tractus peduncularis transvers.; *IV* Nerv. trochlearis; *St* Terminalfurche zwischen Thalamus und Nucleus caudatus; *Tl* Tuberculum laterale thalami; *Nc* Nucl. caudatus; *Ta* Tubercul. anterius thalami; *Cc* Corpus callosum; *Sm* Längsspalte des Großhirns; *S* Fornix longus.

dabei nach hinten und ventral ausgebogen. Sie stellen also in ihrer Gesamtheit eine Faserplatte dar, die in querer Richtung von caudal und ventral die Dorsalenden der Ammonshörner umgeht, sich mit einer Zunge zwischen sie hineinlegt und die mediale und ventrale Wand der Seitenventrikel bilden hilft. Jene Portion, die zwischen den Enden der Ammonshörner ihre Lage hat, entspricht dem Psalterium, der Commissura Ammonis; seine Elemente gehen ohne äußerlich sichtbare Trennung nach dem Splenium zu in die ventrale Faserung des Forceps caudalis über.

Das ganze caudale Umschlagsstück des Balkens ist also von dessen Körper um die Höhe der unter dem Balken eindringenden Ammonshörner abgedrängt, wodurch wesentlich andre Verhältnisse geschaffen werden als beim Menschen. Der Fornixkörper wie das Psalterium liegen nämlich nicht wie dort unmittelbar an den Balken an, sondern bleiben von ihm 2—3 mm weit entfernt. Der so entstehende Raum ist medial durch eine 3 mm dicke, weiße Scheidewand geteilt, die sich nasal ohne schärfere Trennung in das Septum pellucidum einpflanzt; es ist der Fornix longus seu dorsalis, der sich im Bereiche der Ammonshornenden mit dem Körper des Fornix ventralis verbindet. Ihm ruht die caudalste Portion des Septum pellucidum auf.

Jede Hemisphäre besitzt einen Hohlraum, die Seitenkammer, die mit der Zwischenhirnkammer und derjenigen der andern Hemisphäre durch das Foramen beziehungsweise den Canalis Monroi einerseits und durch einen engen, langen Kanal mit der Höhle des Bulbus olfactorius anderseits in Verbindung steht. Jede Kammer stellt einen großen, capillaren Lymphspalt dar, der bogig gekrümmt der Konvexität des Nucleus caudatus und des Ammonshorns anliegt. Nur in dem unter dem Balkenkörper liegenden Mittelstück der Pars centralis oder Cella media ventriculi lateralis weichen die Wände mehr voneinander, so daß der ihr 2 cm breite Raum lateral 3 mm hoch wird. Oral schließt sich ihm ohne Abgrenzung das Cornu anterius seu nasale, caudal das Cornu inferius seu caudale an, die über der inneren Riechwurzel bzw. im Processus mamillaris lobi pyriformis ihre ventralste Position erreichen. Ein Cornu posterius fehlt. Das Cornu nasale ist schief von medioventral nach dorsolateral gestellt; die Pars centralis ist vorwiegend horizontal gerichtet und außen etwas höher als innen, und das Cornu inferius bildet einen engen Gang von halbmondförmigem Querschnitt; sein ventralstes Ende ist zu einer quergestellten, 6 mm breiten, 2 mm

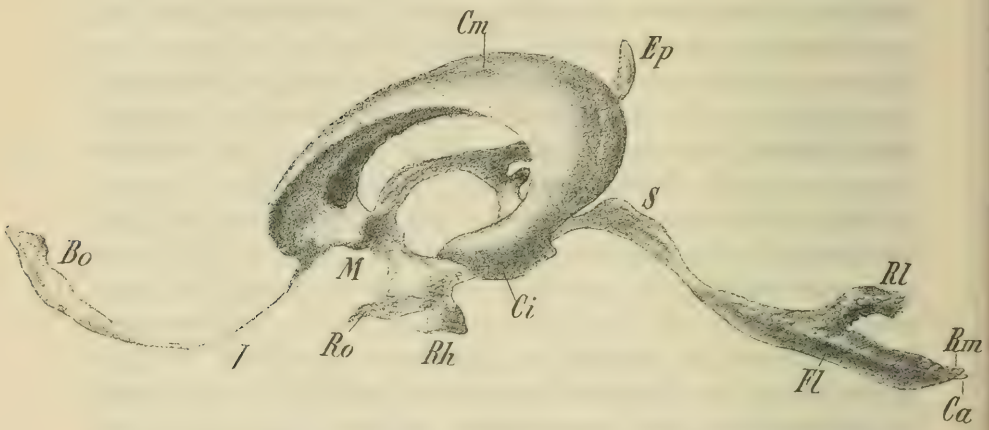
tiefen Kammer erweitert, in die von oral her die Oberfläche des Nucleus amygdalae hineinragt. Die gegenüberliegende Wand besitzt zuweilen einige kleine, unregelmäßige Längseindrücke. Durch Anlötung der Kuppe des Hippocampus an die hintere Wand des Cornu caudale, die ich in etwa 30 % aller Gehirne finde, erfolgt eine Teilung des Raumes seiner ganzen Länge nach in zwei enge Kanäle, die im Lobus pyriformis aber wieder zusammenfließen.

Vom Foramen interventriculare angefangen, ist der Seitenventrikel durch einen schmalen Streifen einer sehr zarten Deckhaut geschlossen, die ihren Ansatz medial am Rande des Fornix ventralis und weiter caudal an der Fimbria findet. Es verschmächtigt sich nämlich die Fornixkante plötzlich zu einem einschichtigen, der Tela chorioidea angelegten Epithelblatt, das sich an der ihr gegenüberliegenden Stria terminalis ansetzt; daher sieht nur die nasolaterale Fimbriafläche in den Ventrikelraum. Der so geschaffene membranöse Abschluß liegt dem Tractus opticus gegenüber und verläuft diesem entlang bis in die Höhe des Corpus geniculatum externum. Er erreicht sein ventrales Ende beiläufig 1 cm dorsal von der Spitze des Uncus. Oral verschmälert er sich sehr bald, weil die Fimbria ganz nahe an die Stria terminalis herantritt, und zieht in dieser verjüngten Breite von kaum 4 mm bis zum Foramen interventriculare. Während im Bereich des Unterhorns jener Teil der Tela chorioidea, der die hier in Rede stehende Lamina epithelialis stützt, im mittleren Drittel des Ammonsbogens zart und wenig längsgefaltet ist, schwillt sie beim Eintritte in die zentrale Kammerregion zu einem weichen, graurötlichen bis graugelblichen Körper von drusiger, sammetartiger Oberfläche, dem Plexus chorioideus lateralis an, der seine größte Dicke von 3—4 mm gerade über dem Zwischenkammerloch mit einer keulenförmigen Auftreibung erreicht, in die sehr häufig perlmutterglänzende oder gelbe harte Einlagerungen von Sand- oder Hanfkorngröße eingelagert sind. Die Keule ist seitlich etwas abgeflacht, ragt noch eine kurze Strecke in das Cornu nasale hinein und fällt dann steil gegen das Foramen interventriculare ab, wo ihr Stiel in einem kleinen horizontalen Bogen nach medial zieht, um sich mit der Spitze der Tela chorioidea media zu vereinen. Wie schon früher angeführt, füllt der Plexus lateralis die Thalamus-Striatumfurche vollkommen aus und verdeckt den Fornix. Einen zweiten Plexus finden wir im ventralsten Drittel des Cornu caudale, wo die Tela zu einem mit Chorioidalzotten besetzten Streifen von 2 cm Länge und 3 mm Dicke anschwillt, der ventral

mit mehreren Ästchen der Arteria chorioidea anterior zusammenhängt. Die Plexus lateralis zerfallen daher beim Pferde in eine dorsale und ventrale Portion. Auch das zwischen ihnen befindliche Mittelstück der Chorioidea enthält wenige, mikroskopisch kleine Gefäßschlingen, die jedoch nicht zu einem eigentlichen Plexus zusammentreten.

Zur Begrenzung der Seitenkammern dienen im Bereiche des Cornu anterius die Oberfläche des Nucleus caudatus, das Septum pellucidum und der Balken nebst einem Teil des Fornix ventralis; in der

Fig. 45.



Metallausguß der zentralen Hirnhöhlen eines 14jährigen Pferdes, bis zur Medianebene aus dem gehärteten Organe ausgegraben. Nat. Gr.

Bo Ausguß des Ventriculus bulb. olf.; *I* Isthmus zum Cornu anterius des Ausgusses des linken Seitenventrikels mit dem Mittelstück *Cm* und dem Ventralhorn *Ci*; *M* Verbindungsarm zum dritten Ventrikel, Canalis Monroi; *Ep* Ausguß des Recessus suprapinealis, *Ro* Ausguß des Recessus opticus und des Recessus hypophyseos *Rh*; *S* Ausguß des Ventriculus mesencephali; *Fl* Negativ des Sulcus limitans fossae rhomboidalis, *Rm* des Recessus medianus, und *Ca* der Schreibfederspitze des vierten Ventrikels; *Rl* Verbindungsarm aus diesem in die seitlichen Lymphzisternen.

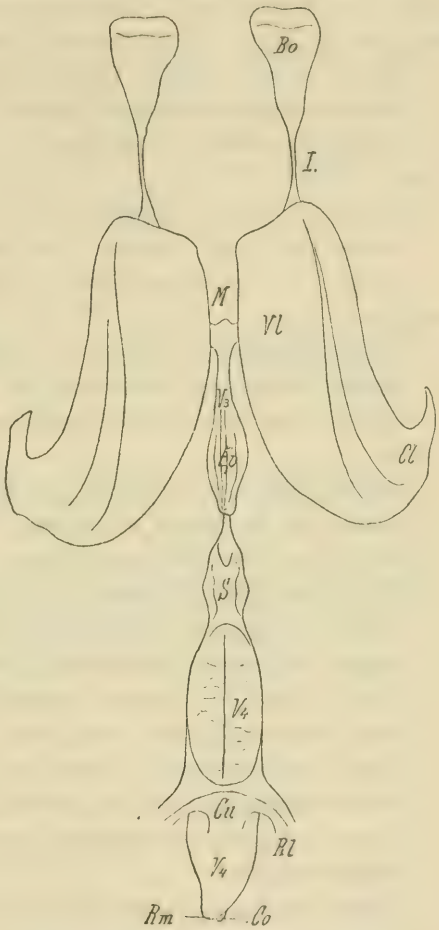
Pars centralis tritt an Stelle des immer dünner werdenden Schweifes des Nucleus caudatus das an Breite zunehmende Tapetum, welches nun die Lateralwand bis ans Ende des Unterhorns bildet; wogegen dessen Boden von dem Alveus des Ammonshorns, die mediale ventrale Wand hingegen von jenem Teil der caudalen Balkenstrahlung gebildet wird, die durch das Splenium und dessen ventrale Verlängerung zieht. Lateral findet sich dann der früher beschriebene häutige Abschluß.

Besichtigt man den Metallausguß der Seitenventrikel, so treten uns diese wie zwei dem Ausgußringe der Zwischenhirnkammer mit

je einem Arme aufsitzende muschelartige Flügel entgegen, deren Konkavität nach der ventralen Seite des Gehirns gerichtet ist; oral hängt jeder von ihnen mittels eines dünnen Stiels mit zwei flachen, keulenförmigen Körpern zusammen. Dort, wo sich dieser Stiel in den Flügel einpflanzt, gehen drei Kanten ab: eine kurze, ganz scharfe, ventral zum Verbindungsarm mit dem Zwischenhirnausguß; eine andre dorsolateral ziehende, die den Seitenkontur, und eine dritte stumpfe, dorsomedial verlaufende, die den Innenkontur des Gußkerns darstellt. Beide letztgenannten Kanten ziehen an seinen Seitenrändern entlang bis zum Ende der caudalen Umbiegung und trennen die konvexe Dorsalseite von der konkaven Ventralseite des Flügelausgusses. Erstere ist in ihrer vorderen Hälfte ganz schwach quer gerieft, sonst ganz glatt; letztere setzt sich aus einer vorderen seichteren und einer hinteren tieferen Exkavation zusammen, die durch eine unregelmäßig umsäumte, von medionasal nach caudolateral ziehende tiefe Furche voneinander getrennt sind.

Die Deutung der beschriebenen Flächen und Linien ergibt sich ungezwungen von selbst. Die

Fig. 46.



Konturzeichnung eines Metallausgusses der zentralen Höhlen des Gehirns eines Pferdes. Ansicht von oben; etwas verkleinert. Die Seitenventrikelkörper sind absichtlich etwas auseinandergebogen, um zur Aufsicht des dritten Ventrikels gelangen zu können; de norma nähern sie sich auf etwa 3 mm — die Dicke des Septum pollucidum. *Vl* Cella media; V_4 vierter Ventrikel; seine Moulage zeigt eine mediane Furche und eine schwache Querriefung als Ausdruck der Läppchen des Unterwurmes; *Cu* die höchste Erhebung der vierten Hirnkammer am Markkerne des Kleinhirns; *Cl* Cornu ventrale des Seitenventrikels; die übrigen Bezeichnungen wie bei Fig. 45.

orale Keule entspricht dem Ausguß des Riechkolbenventrikels mit dem Verbindungskanal nach der Seitenkammer. Die Dorsalfläche der Flügelkonvexität ist ihre, dem Balken anliegende, seine Querfaserung leicht andeutende Dorsalwand. Die orale Abteilung der Konkavität rührt vom Kopfe des Nucleus caudatus, der caudale vom Ammonshorn her, und die Diagonalfurche vom Plexus chorioideus lateralis.

Maße: Dorsoventraler Durchmesser des Ammonsbogens 5 cm.

Breite des Ammonshorns 1,2 cm.

Länge des Fornix ventralis von seiner Basis bis zur Fissura anterior 2,2 cm.

Breite des Fornix ventralis an seiner Basis 1,5 cm.

Breite des Fornix ventralis über der Commissura anterior 0,5 cm.

Länge des im Seitenventrikel sichtbaren Kopfes des Nucleus caudatus 4 cm.

Größte Dicke des Kopfes des Nucleus caudatus 1,2 cm.

Größte Breite des Seitenventrikels über dem Ammonshorn 1,7 cm.

Größte Breite des Seitenventrikels über dem Nucleus caudatus 1,5 cm.

Größte Länge des Seitenventrikels unter dem Balken 5,5 cm.

Dicke der Fimbria 0,2—0,4 cm.

Dicke des Fornix longus 0,3 cm.

Dicke des Fornix ventralis 0,3 cm.

Dicke des Septum pellucidum 0,1—0,3 cm.

Länge des Septum pellucidum 4 cm.

Größte Höhe des Septum pellucidum 1,2 cm.

Größenverhältnisse von zwei Metallausgüssen:

Cavum bulbi olfactorii: Länge 3,0 cm, Breite 1,2 cm, Dicke 0,5 cm.

Durchmesser des Verbindungskanals mit dem Seitenventrikel 0,1 cm.

Länge des Verbindungskanals mit dem Seitenventrikel 2,5 cm.

Seitenventrikel:

Länge zwischen oralem und caudalem Pole 5,7 cm.

Breite über dem Nucleus caudatus 1,7 cm.

Breite über dem Ammonshorn 1,7 cm.

Breite der Konvexität des Ammonshorns 1,3 cm.

Breite der Furche des Plexus lateralis dorsalis 0,6 cm.

Länge der Furche des Plexus lateralis dorsalis 0,3 cm.

Breite des Verbindungsarmes zur Zwischenhirnkammer 0,5 cm.

Dicke des Verbindungsarmes zur Zwischenhirnkammer 0,15 cm.

Länge des Verbindungsarmes zur Zwischenhirnkammer 0,5 cm.

(Fortsetzung folgt.)

Literaturverzeichnis.

Arloing, Die motorischen Rindenfelder des Pferdes. Association française pour l'avancement des sciences. Paris 1878.

Bolk, Das Cerebellum der Säugetiere. Monatsschrift für Psychiatrie und Neurologie. 1902. Heft 5. S. 432 und Morphol. Jahrbuch. Bd. XXI.

Bradley, The convolutions of the cerebrum of the horse. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. 33. pag. 215.

—— On the cerebellum of the horse. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. 33. pag. 587.

Chauveau, Traité d'anatomie comparée. 1890.

Ellenberger-Baum, Handbuch der Anatomie. 1904.

Flatau-Jacobson, Vergleichende Anatomie des Gehirns der Säuger. 1900.

Holl, Über die Insel des Ungulatengehirns. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1900. S. 295.

Künnemann, Morphologie des Kleinhirns der Säuger. Inaug.-Dissert. Berlin, C. Vogt. 1902.

Lèsbre-Forgeot, Les circonvolutions cérébrales dans la séries des mammifères domestiques. Bull. d. l. Soc. vet. d. Lyon 1906. pag. 74.

Martin, Die Entwickelung der Gehirnfurchen bei Katze und Rind. Archiv für wissenschaftliche und praktische Thierheilkunde. 1895. S. 1. Bd. XXI.

Schellenberg, Großhirn der Ungulaten. Inaug.-Dissertation. Zürich 1900.

Weidenreich, Anatomie der centralen Kleinhirnkerne der Säuger. Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie. Bd. I. Leipzig.

Ziehen, Über die motorische Rindenregion von Didelphys virginiana. Centralbl. für Physiologie. 1897. Nr. 15.

—— Centralnervensystem. 1899.

Beobachtungen am Ovarialei der Monascidie Cynthia microcosmus.

Von

Dr. H. Bluntschli,

Assistent am anatomischen Institut Heidelberg.

(*Aus dem anatomischen Institut der Universität Heidelberg.*)

Mit Tafel IX und X sowie 5 Abbildungen im Text.

Im Herbst 1903 hatte ich bei einem längeren Studienaufenthalt an der zoologischen Station des Berliner Aquariums zu Rovigno in Istrien Gelegenheit, entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Tunicatenmaterial vorzunehmen, welche ich im Laufe des folgenden Winters in Heidelberg fortsetzte. Es waren insbesondere Fragen der Oogenese, die mich beschäftigten, und da mein Material eine ziemlich vollständige Reihe aller der Stadien enthielt, welche das Ovarialei in der sog. Wachstumszone seiner Entwicklung (es wird während derselben gemeinhin als Oocyte erster Ordnung bezeichnet) durchläuft, ermöglichte es mir einigen noch ungeklärten Fragen in der Tunicatenoogenese näher zu treten.

Die meisten Autoren unterscheiden in der Entwicklung der Geschlechtszellen die drei Perioden der Keim-, Wachstums- und Reifezone, ein Sprachgebrauch, der sich fast allgemein eingebürgert hat. Neuerdings ist Lubosch (1902) gegen ihn aufgetreten und hat betont, daß er das Wesentliche nicht treffe und darum aufzugeben sei. Er selbst führt statt dessen die Perioden der Vermehrung, der Reifung und die Endperiode der Reifung ein. Man muß zugeben, daß er bis zu einem gewissen Grade mit seiner Argumentation recht hat. Je mehr sich von Jahr zu Jahr die Beobachtungen an Ovarialeiern

mehren, um so klarer wird immer mehr die Tatsache, daß jene Reifezone der Autoren, welche in so prägnanter Weise durch zwei Teilungsvorgänge und die daraus resultierende Bildung der Polzellen charakterisiert ist, nur das Endresultat langdauernder und tiefgreifender Veränderungen, welche insbesondere das Keimbläschen, in bescheidenerem Maße auch das Ooplasma betreffen, darstellt. So charakterisiert sich diese Periode tatsächlich als ein Endstadium, und es wäre wohl am besten, diese beiden Abschnitte zu vereinen und nur in zwei Unterabschnitte zu zerlegen. Da wir nun aber einmal in den Begriff der Reifung nicht alle die Prozesse einbeziehen, welche das Endresultat erst ermöglichen, so halte ich auch Luboschs Vorschläge nicht für besonders glücklich. Ob wir überhaupt die alt eingebürgerten Bezeichnungen so leicht aus der Welt schaffen können? Jedenfalls müssen wir in Zukunft stets festhalten, daß die sogenannte Wachstumsperiode mehr als bisher das Interesse der Forschung verdient, wenn das Problem der Oogenese, mit dem ja so manche Frage allgemeinster Bedeutung zusammenhängt, der Lösung näher gebracht werden soll. Lange Zeit war diese Periode nur allzusehr vernachlässigt, und erst in neuerer Zeit haben die Bemühungen, welche Born (94), Carnoy und Lebrun (97) und Fick (99) dem Keimbläschen dieser Oocyten erster Ordnung schenkten, etwelchen Anklang gefunden und zu weiteren Studien angeregt. Mit der Erforschung der Prozesse, die sich zu gleicher Zeit im Ooplasma abspielen, steht es kaum besser. Bis zu einem gewissen Grad liegt dies ja zweifellos an den Schwierigkeiten, welche die Technik bietet, zum andern wohl auch daran, daß die Untersuchung der Polocytenbildung, insbesondere in Zusammenhang mit dem Problem der Vererbung, im Vordergrund des Interesses stand.

Wenn ich also auch im folgenden, im äußerlichen Anschluß an die ältere Einteilung, zwischen die Keimzone und die Periode der Polzellenbildung die langdauernde Wachstumszone einschiebe, so möchte ich dies doch voll und ganz in dem Sinne tun, daß ich wie Lubosch in ihr nicht eine Periode relativ geringer Zelltätigkeit sehe, sondern dieselbe als die wichtigste in der ganzen Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies betrachte. Einen kleinen und anspruchslosen Beitrag zur Kenntnis aller der Prozesse, die sich in ihr abspielen, stellt auch die vorliegende Studie dar, welche, wie ich mir wohl bewußt bin, in mancher Beziehung große Lücken aufweist und um Nachsicht bitten muß. Immerhin vermag sie vielleicht einiges Neues über die Entwicklung der Oocyte selber, das Verhalten

des Ooplasmas und die Vorgänge der Dotterbildung zu bringen und vielleicht für weitere Untersuchungen auf diesem Gebiet Interesse zu wecken. Die Wandlungen in der Struktur des Keimbläschens während dieser Wachstumsperiode glaubte ich bei dem großen Interesse, das gerade neuerdings dieser Frage zugewandt wird, ebenfalls in Kürze beschreiben zu sollen. Schließlich habe ich der alten Streitfrage über die Genese der Eihüllen bei den Tunicaten mein Augenmerk zugerichtet (ein Abschnitt, den ich aus äußeren Gründen an die Spitze der Untersuchungen stellen werde). Diese Frage ist eine sehr alte, sie dreht sich im wesentlichen darum, ob alle oder ein Teil der Eihüllen ovulären Ursprungs sind, oder wie andre, meist neuere Forschungen es annehmen, durchwegs follikuläre Genese besitzen. Noch im letzten Jahrzehnt sind mehrfach wieder die alten, scheinbar überwundenen Anschauungen von der ovulären Genese eines Teils der Eihüllen aufs Neue vertreten worden. So wird auf diesem Gebiet jede eingehende Einzeluntersuchung, auch wenn sie nicht viel Neues bietet, beitragen können, die Frage der endgültigen Lösung näher zu bringen.

Technische und orientierende Vorbemerkungen.

a. Die Technik der Untersuchung.

Das meinen Untersuchungen zugrunde liegende Material stammt von der in der Adria so häufigen Monascidienspecies *Cynthia microcosmus* Sav. (wohl identisch mit *Microcosmus vulgaris* Hell.) und wurde teils mit schwacher Flemmingscher Lösung, teils mit einem Pikrinsublimatessigsäuregemisch (50 ccm konz. wässr. Sublimatlösung, 50 ccm konz. wässr. Pikrinsäurelösung, 2 ccm Essigsäure) konserviert. Beide Methoden ergaben befriedigende Resultate, wie solche an ihrem Ascidienmaterial ja auch Floderus (96) für die Flemmingsche Lösung und derselbe mit von Davidoff (89) und Morgan (91) für ein Pikrinsublimat- resp. Sublimatessigsäuregemisch konstatieren konnten. Der große Dottergehalt der Eier bot mir weder beim Einbetten noch beim Schneiden der Paraffinobjekte, fast wider Erwarten, irgendwelche Schwierigkeiten, und so war ich imstande, meine Untersuchungen fast durchgängig an 5 μ dicken Serienschnitten anzustellen sowie für gewisse Spezialstudien auch 2 und 3 μ dicke Schnitte heranzuziehen, bei welch letzteren allerdings manchmal ein Teil der Dotterkugeln ausfiel, ohne jedoch die Bilder, wie ich sie insbesondere für das Studium der Dottergenese brauchte, wesentlich zu stören.

Zur Färbung diente, je nach der beabsichtigten Wirkung, Delafields Hämatoxylin mit Eosinnachfärbung, Heidenhains Eisenhämatoxylin mit Nachbehandlung in einem Orange-Fuchsingemisch, Biondis Dreifarbenmethode, Carmin-Bleu-de Lyon, sowie insbesondere Safranin mit Kontrastplasmatinktion durch Lichtgrün[1]. Gerade diese letzte Methode, welche Benda zuerst angab und die in mehreren neuen Arbeiten über die Oogenese, wie z. B. von Giardina (01), mit viel Erfolg angewandt wurde, hat mir außerordentlich klare Bilder gewährt, denen ich Aufschlüsse verdanke, welche die andern Methoden nicht zu geben vermochten.

b. Über die Entwicklung und Topographie des Ovariums.

Alle Tunicaten sind Zwittertiere, besitzen aber im erwachsenen Zustand meist wohl differenzierte Geschlechtsdrüsen, deren Produkte in der Mehrzahl der Fälle nicht gleichzeitig zur Reifung gelangen. Von allen Tunicaten haben die Monascidien die kompliziertest gebauten Keimdrüsen, welche, im Mesoderm eingelagert, eine mehr oder weniger starke Verästelung zeigen, die nur durch die Ontogenese verständlich wird. So möchte ich, bevor ich an der Hand eines Photogrammes, das ich nach einem Präparat von *Cynthia microcosmus* Sav. herstellte, die Verhältnisse, wie sie sich bei schwachen Vergrößerungen ergeben, beschreibe, in kurzen Zügen den Entwicklungsgang dieses Organs darstellen, der uns durch die ausgezeichnete Untersuchung von van Beneden und Julin (87) bekannt geworden ist.

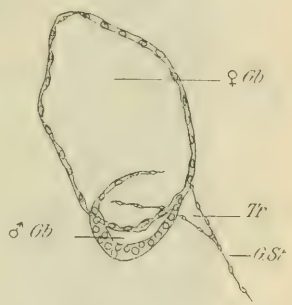
Diese Autoren haben von Monascidien die Species *Phallusia scabroides* genauer erforscht, aber ebenso eingehend auch verschiedene soziale Ascidien untersucht und bei diesen entsprechende, jedoch relativ einfachere Verhältnisse gefunden. Bei allen Formen ist die früheste Anlage der Generationsorgane in einer Ansammlung von mesodermalen Zellen in der Schleife der primitiven Darmschlinge erkennbar, welche, wie die genannten Autoren ausdrücklich betonen, sich noch längere Zeit hindurch geweblich von andern Mesodermzellen nicht unterscheiden und durch amöbenartige Fortsätze noch mit solchen zusammenhängen. Diese Zellanhäufung läßt alsbald in sich eine zentrale Höhlung entstehen und treibt gegen das Darmende hin einen massiven Zellstrang, welcher sich mit der Wandung der Kloake verbindet. Alle weiteren Verhältnisse lassen sich aus diesem Stadium einer einheitlichen Anlage der Generationsorgane unschwer

[1] Lichtgrün F.S von Dr. G. Grübler & Co. in Leipzig bezogen.

ableiten; die Blase repräsentiert in ihrer Wandung die primitivste Form der Keimdrüsen (Ovotestis), der Zellstrang (Genitalstrang) die Wachstumsbahn für die erst später sich differenzierenden Ausführwege. Alsbald sproßt bei *Phallusia* aus der Wandung der primitiven Geschlechtsblase eine zweite kleinere, welche unter Umständen sich auch zuerst als massive Knospe anlegen kann, und zu gleicher Zeit nehmen die Zellen der Wandung epithelialen Charakter an. In der größeren Blase haben wir die Ovarialblase (vesicule sexuelle femelle), in der kleineren die männliche Geschlechtsblase vor uns; die erste Trennung der einheitlichen Anlage ist erfolgt, und nunmehr differenziert sich jede Blase unabhängig von der andern.

Die größere weibliche Geschlechtsblase nimmt unregelmäßigere Gestalt an, zeigt da Einbuchtungen, dort Vorwölbungen ihrer Wandung, und Hand in Hand damit eine gewebliche Differenzierung in der Weise, daß an den Ausbuchtungen, welche sich bald zu primären und sekundären Lappen ausgestalten, das Epithel höhere und größere Zellen aufweist, d. h. zum Keimepithel sich umgestaltet, während die Zwischenpartien, welche die Lappen miteinander verbinden, einfaches Plattenepithel besitzen.

Fig. 1.



Ein Stadium aus der Entwicklung der Geschlechtsorgane von *Phallusia scabroides* nach VAN BENEDEN und JULIN (87).

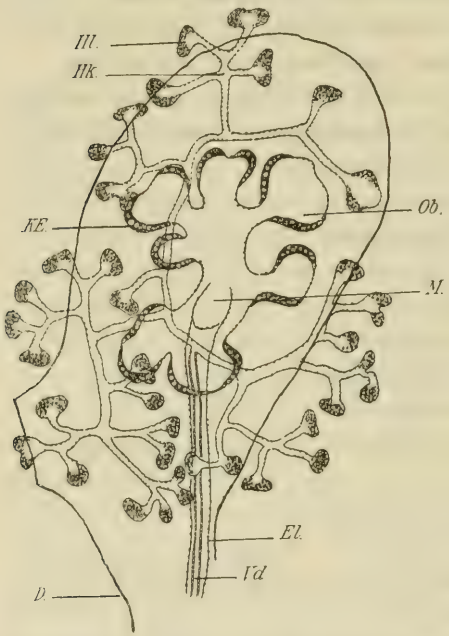
♀ *Gb* weibl. Geschlechtsblase (Ovarialblase); ♂ *Gb* männl. Geschlechtsblase; *Tr* Trichter; *G.St* Genitalstrang.

Zu gleicher Zeit buchtet sich der Teil der Ovarialblase, wo der Genitalstrang dieselbe berührt, trichterförmig aus, und mit zunehmender Verkürzung des letzteren wird aus diesem Trichter (Textfigur 1 *Tr*) ein längerer Schlauch, der schließlich Beziehung zur Kloakenwand bekommt.

Größere Umwandlungen macht die männliche Geschlechtsblase durch, welche, wie wir sahen, kleiner als die weibliche und nach innen von dieser gelagert war. Sehr bald verdickt sich ihre Wandung, zeigt anfangs, wenn auch nur andeutungsweise, eine Ausbuchtung in zwei Blasen, und nun sprossen dichotomisch hohle Fortsätze, welche sich mehr und mehr auswachsen, bis sie ein reich verzweigtes Astwerk darstellen. Während auf dem Stadium der ungeteilten männlichen Genitalblase deren Lumen offen mit der Ovarialblase dort, wo der Genitalstrang sich ansetzt, in Verbindung

stand (Textfig. 1), hörte inzwischen diese Kommunikation mit der weiblichen Genitalblase auf. Denn zugleich mit dem Auftreten des obenerwähnten Trichters und dem Auswachsen desselben zu einem Schlauch dehnt auch dieser Verbindungskanal sich gegen die Kloake zu aus. Anfangs noch in den Eileiter (denn diesen repräsentiert der von der Ovarialblase aus entstandene Schlauch) einmündend, erlangt er selbständige Kommunikation mit der Kloake, nachdem auch der Eileiter sich in diese geöffnet hat. Auch bei der männlichen Sexualblase, resp. dem aus ihr hervorgegangenen Astwerk, hat eine gewebliche Differenzierung eingesetzt, die Enden der zahlreichen, dichotomisch verästelten Fortsätze zeigen eine Auftreibung und ein typisch ausgebildetes Keimepithel (Hodenläppchen), die zahlreichen Kanäle (Hodenkanälchen) ein einschichtiges Plattenepithel, und am Vas deferens hat sich eine Wandung kubischer Zellen ausgebildet (Textfig. 2).

Fig. 2.



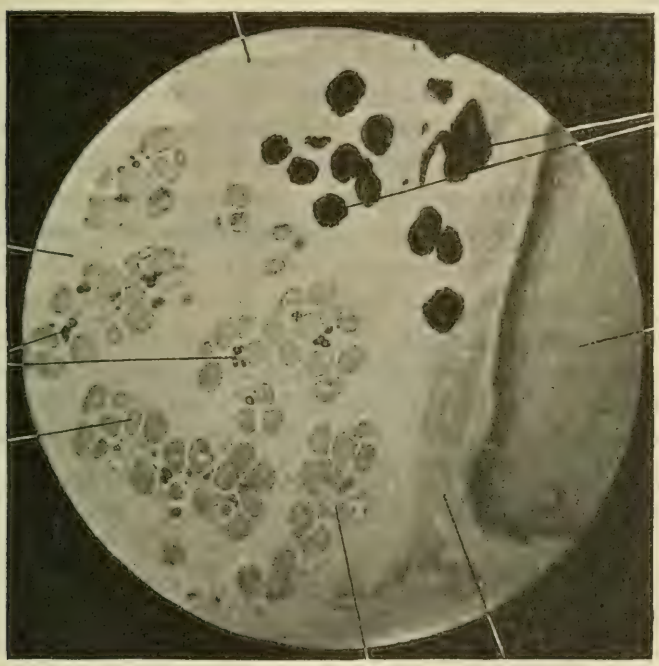
Älteres Stadium als Textfig. 1, ebenfalls nach VAN BENEDEN und JULIN (87).

Ob Ovarialblase, bei *M* Mündung des Eileiters (*El*); *KE* Keimepithel; *Hl* Hodenläppchen; *Hk* Hodenkanälchen; *Vd* Vas deferens. Die Linie *D* stellt den inneren Umriß der primitiven Darmschlinge dar.

Die Generationsorgane, die wir so aus einer einheitlichen Anlage entstehen sahen, haben währenddem auch topographisch ihre Lagerung geändert. Anfangs in der Schleife der Darmschlinge, die ihrerseits ins Mesoderm der Körperwandung eingebettet sich fand, gelagert, haben sie sehr bald keinen Raum mehr in derselben, die Sprossen der Hodenschläuche und die Ovarialläppchen umwachsen den Darm und breiten sich immer weiter im Bindegewebe, dem Ectoplerom BURNES (03) aus. Während anfangs das weibliche Organ sich stets nach außen von dem männlichen befand, durchflechten sich deren Partien mehr und mehr, bis schließlich ein »Zustand der Verwirrung«, wie VAN BENEDEN und JULIN sagen, resultiert.

Dieser Zustand kommt dem ausgewachsenen Tier, von dessen Verhältnissen nebenstehendes Photogramm einige Aufklärung zu geben vermag, zu. Das, was das Bild darstellt, ist ein Teil der inneren Körperwandung, nach rechts überdeckt von dem teilweise lamellös geschichteten Gallertmantel, nach innen begrenzt von dem nur auf eine kurze Strecke sichtbaren Cölomepithel (*CE*). Zwischen diesen

Fig. 3.



Schnitt durch einen kleinen Teil der Körperwand von *Cynthia microcosmus*. Photogramm bei 20facher Vergrößerung.

H Hodenschläuche; *J.O* junge, *Ä.O* ältere Oocyten zu Einestern vereinigt; *El* Eileiter; *K.M* Körpermuskelschlauch; *M* Körpermesoderm (Ectoplerom); *C.E* Cölomepithel; *G.M* Gallertmantel.

beiden Grenzmarken dehnt sich ein eigenartig differenziertes Bindegewebe mit zahlreichen fibrillären Fasern, großen Flüssigkeitsvacuolen und ziemlich spärlichen, durch stark vacuolisiertes Protoplasma charakterisierten Zellelementen. Es ist das Grundgewebe des inneren Mantels der Tunicaten und in ihm liegen die Gonaden, Nieren, Blutsinus, ein Teil des Darmkanals, sowie die zahlreichen teils mehr zirkulären, teils longitudinalen Züge des Muskelschlauches

eingebettet. Als dunkle, unregelmäßige Flecken nur erscheinen die angeschnittenen Hodenschläuche, während die größeren Gruppen von Oocyten, die man sehr gut als Einester bezeichnen kann, auf dem Bilde recht gut differenziert hervortreten. Der Prozeß, in den wir das primitive Ovarialbläschen eintreten sahen, den wir bis zum Auftreten primärer und sekundärer Läppchen verfolgen konnten, muß hier noch viel weiter geschritten sein, aber, daß er in fortlaufender Linie erfolgte, in weiterer Lappenbildung und stärkerer Wanddifferenzierung bestand, das geht aus der Topographie dieser Einester ganz zweifellos hervor. Zur Genüge beweisen dies auch die Bilder, welche stärkere Vergrößerungen von diesen Eihaufen bieten und die so an VAN BENEDEN und JULINS Abbildungen auf Taf. XV erinnern, daß ich sie hier nicht zu wiederholen brauche. Die jungen, dunkler sich färbenden Eier finden sich stets im Zentrum des Haufens, je reifer und größer aber eine Oocyte geworden, desto mehr hat sie sich vom Lumen des Ovarialschlauches zurückgezogen und ins umgebende Bindegewebe versenkt. Stets jedoch bleibt sie mit den niederen, manchmal fast platten Zellen des Ovarialschlauches (BANCROFTS superficial wall of the ovary), welcher ihnen inzwischen selbst eine Hülle (primäre Follikelhülle) gegeben, in direktem Zusammenhang. Kein einziges Ei hat sich gänzlich von dem Ovarialschlauch losgelöst, auch wenn der Zusammenhang nur noch in einem hohlen, epithelialen Stiel (BANCROFTS stalk or peduncle), der seinerseits sich ins Follikelepithel fortsetzt, bestehen sollte.

Es geht also aus alledem unzweifelhaft hervor, daß wir unter dem Ausdruck Ovarium bei *Cynthia* nicht ein scharf begrenztes Organsystem verstehen, sondern mit VAN BENEDEN und JULIN sagen müssen: »ce que l'on apelle l'ovaire c'est l'ensemble des follicules ovariens en voie de développement, l'épithelium germinatif qui les engendre et le tissu conjonctiv richement vascularisé qui les réunit. L'oviducte se comporte ici vis-à-vis de l'ovaire comme la cavité péritonéale à l'égard de l'ovaire d'un Vertébré«. Die unscharfe Begrenzung erschwert insbesondere bei makroskopischen Untersuchungen ein genaues Analysieren und nur dadurch kann ich es mir erklären, daß sich in fast allen zoologischen Lehrbüchern die Angabe einer regelmäßigen Duplizität der Gonaden bei den Ascidien findet. Sie ist in dieser allgemeinen Form jedenfalls nicht richtig. Ich meinerseits konnte mich bei *Cynthia* wenigstens davon nicht überzeugen und stehe so in Widerspruch zu HELLER (87). Was ich bei makroskopischer Präparation sah, das waren je nach dem Reifezustand

größere oder kleinere, halbkugelige, nicht mehr als haselnußgroße Vorwölbungen gegen den Peribranchialraum, welche in den allermeisten Fällen gar keine Regelmäßigkeit erkennen ließen. In jeder dieser Vorwölbungen liegt eine Anzahl Eihaufen und diese alle hängen durch ein gemeinsames Kanalsystem, das schließlich in dem unpaaren Eileiter endet, zusammen. Auch Selys-Longchamps und Damas (00) erklären ausdrücklich, bei *Molgula ampulloides* keine bilaterale Symmetrie des Keimepithels und seiner Derivate konstatieren zu können. Damit stimmen auch die entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen van Benedens und Julins überein (Textfig. 2 *Ov*). Sehr wohl aber können diese Monascidien von Formen abstammen, welche eine bilaterale Symmetrie auch der weiblichen Keimdrüsen besaßen, wie sie für die männlichen noch in der dichotomischen Verzweigung der Hodenschläuche ausgesprochen ist und in dieser Vermutung glaube ich, wenn ich van Beneden und Julin recht verstehe, mit diesen belgischen Autoren in Übereinstimmung zu sein[1].

[1] Nicht uninteressant ist, daß, nach den Angaben Floderus', zwei nahe verwandte Cynthiiden, *Styelopsis grossularia* und *Styela rustica* ganz verschiedenen Bau der Ovarien zeigen, daß bei ersterer eine einseitige, hermaphroditische Genitaldrüse, bei letzterer zwei kompakte Ovarialschläuche vorkommen. Der Grund für dies verschiedene Verhalten erscheint zunächst nicht ersichtlich, wenn man aber bedenkt, daß beide Formen eine gänzlich verschiedene Embryonalentwicklung aufweisen, daß bei *Styelopsis* die Eier sich in der Kloake des Muttertieres zum Larvenstadium entwickeln, bei *Styela* aber sofort nach der Befruchtung nach außen abgegeben werden, wenn man ferner in Berücksichtigung zieht, daß mit dem verschiedenen Entwicklungsmodus auch eine verschiedenartige Ausbildung der Follikelhülle Hand in Hand geht — so muß man den Ascidien eine nicht unbedeutende Variabilität und Anpassungsfähigkeit zubilligen. Auch für *Cynthia* wird von Korschelt und Heider (spez. Teil. I. Aufl.) angegeben, daß die Eier ihre Embryonalentwicklung im mütterlichen Kloakalraum durchmachen sollten. Ich konnte keine Beobachtung machen, welche diese Angabe bestätigen würde. Da ich aber die Frage nicht systematisch genug prüfte, um das Faktum entschieden in Abrede stellen zu können, — eine Reihe von Beobachtungen und die ebenerwähnten Parallelen in der Literatur würde doch daran etwelchen Zweifel hegen lassen, — möchte ich vermutungsweise aussprechen, daß die verschiedenartige Ausbildung der Ovarien bei verschiedenen Cynthienarten vielleicht durch Anpassung an eine verschiedene Embryonalentwicklung bedingt sein könnte. Während Formen wie *Styelopsis grossularia* die Anpassung an eine Embryonalentwicklung im Mutterleibe an einer typischen Rückbildung des Follikelepithels erkennen lassen, hat bei *Cynthia microcosmus*, wie wir sehen werden, eine solche nicht statt. Das stützt also die geäußerte Vermutung, daß bei dieser Form eine freie Embryonalentwicklung außerhalb des mütterlichen Körpers vorkomme.

I. Die erste Entwicklung der Oocyten und das Schicksal der Eihüllen.

Geschichtliche Übersicht.

Die Literatur über die Entwicklung der Ovarialeier und die Bildung der Eihüllen bei den Tunicaten ist eine recht beträchtliche; zugleich existieren einige gute Zusammenfassungen der Ergebnisse. In erster Linie hat Floderus (96) mit viel Mühe und Liebe zur Sache alles zusammengetragen, was bisher über dieses Gebiet publiziert wurde. So kann ich es nicht als meine Aufgabe ansehen, hier eine Wiederholung zu geben, sondern möchte nur in großen Zügen die Hauptgesichtspunkte erwähnen und dabei die neuere Literatur mehr als die ältere, deren Resultate zum Teil doch auf unzulänglichen Methoden basieren, berücksichtigen.

Nach dem Vorgang van Benedens und Julins unterscheiden die neueren Arbeiten am reifen Ascidien-Ovarialei folgende Hüllen. Zu innerst findet sich die mehr oder weniger einheitliche Zelllage (die aber sehr häufig nicht mehr Schichtcharakter trägt und dann in Zellgrüppchen oder isolierte Zellen aufgelöst erscheint), welche wir als Testazellenschicht[1] bezeichnen, es folgt das Chorion (fälschlich auch Eimembran benannt), eine strukturlose Kutikularbildung, welche offenbar von der folgenden inneren Lage der Follikelhülle aus entstand, nach außen von dieser reiht sich die äußere Lage derselben an, und schließlich wäre als letzte Bildung wieder eine äußerste hyaline Membran, die Follikelmembran (»membrane anhyste du follicule« oder »membrane delimitante« Julin 93 a) zu erwähnen, offenbar nur eine sehr undeutliche oder wechselnde Bildung; weder Bancroft (99) noch ich haben sie gefunden.

Ungemein verschiedenartig wurde die Genese dieser verschiedenen Eihüllen gedeutet. »Es gibt jedenfalls nur wenige Fragen in der

[1] Der Name Testazellen ist eigentlich veraltet und unberechtigt. Er rührt daher, daß Milne Edwards (42) in ihnen die Bildner des Zellulosenmantels (Testa) der erwachsenen Ascidien sah, eine Anschauung, die später von O. Hertwig (73) widerlegt und durch Kowalevsky (92) nochmals rektifiziert wurde. Neuerdings ist allerdings Salensky (92) wieder in gewissem Grade zu der älteren Auffassung zurückgekehrt, ohne jedoch viel Anklang gefunden zu haben. Nach ihm sollen die Kalymmocyten (Schleierzellen, Testazellen) in den kutikular vom Ektoderm gebildeten Zellulosemantel einwandern. Caullery (95) ist dieser Ansicht scharf entgegengetreten. Ich behalte den alten Namen nur deshalb bei, weil er mir zu sehr eingebürgert erscheint, um mit Aussicht auf Erfolg abgeändert zu werden.

Zoologie, die Gegenstand so vieler verschiedener und einander widersprechender Deutungen gewesen, wie die nach der Bildungsweise der verschiedenen Follikelhüllen bei den Ascidien« (Floderus 96, S. 163). Die kritische, am meisten umstrittene Frage ist: Stammen alle oder ein Teil der zelligen Eihüllen vom Ei selber her oder sind sie alle Derivate jener kleinen Follikelzellen, die sich schon auf ganz frischen Stadien in der Keimschicht zwischen den Primordialeiern gelagert finden.

Einen ovulären Ursprung aller Follikelhüllen nahmen nur Fol (77, 83, 84), Roule (83, 84) und Sabatier (83 a und b, 84) an, alle andern Autoren widersprachen ihnen, womit ihre Auffassung wohl haltlos geworden sein dürfte.

Dagegen haben sich für einen ovulären Ursprung der Testazellen erklärt: Kupffer (70, 72), Metschnikoff (72), Giard 72a und b), Semper (75) Playfair MacMurrich (82), Fol (83, 84), Sabatier (84), Roule (83, 84, 85), Maurice et Schulgin (84), von Davidoff (87, 89) und Pizon (93, 96), wobei Roule und von Davidoff eine wesentliche Beteiligung des Keimbläschens bei der Testazellenbildung annehmen, während die andern Autoren eine freie Zellbildung im Ooplasma zu einer Zeit, wo sich bereits granulierter Dotter findet, als Ausgangspunkt ansehen.

Der follikuläre Ursprung der Testazellen steht fest für: Kowalevsky (66, 71), Stepanoff (69), Ganin (70), Ussow (75), Giard (81*), Seeliger (82), van Beneden und Julin (87), Maurice (88*), Morgan (90), Julin (93), Salensky (94), Caullery (95), Floderus (96) und Bancroft (99). Die Art und Weise der Genese scheint dabei bei verschiedenen Spezies zu variieren, indem entweder die ursprünglich einschichtige Follikelepithelschicht durch mitotische Teilung sich verdoppelt, worauf die innere Lage sich zur Testazellenschicht umbildet und zwischen beiden das sogenannte Chorion entsteht (Julinscher Modus der Testazellenbildung), oder indem aus der primären Follikelepithelschicht durch Mitosen entstandene Zellen gegen das Ei zu aus- und in das letztere einwandern, wo sie nahe der Peripherie bald vereinzelt, bald zu Zellhäufchen aggregiert, bald zu einer kontinuierlichen Schicht aneinander gereiht, angetroffen werden. Die meisten Autoren, welche diesen letzteren Modus beobachten konnten, lassen das Chorion erst nach der Ausbildung der Testazellen auftreten, Floderus hingegen gibt an, daß manchmal

---

Anm. * Diese Autoren haben früher gegenteilige Ansichten vertreten.

schon vor diesem Zeitpunkt ein deutliches Chorion sich finden lasse. So ganz unverständlich, wie diese Angabe Korschelt und Heider (02, S. 322) erscheint, kann ich sie nicht betrachten, es gibt doch Fälle genug, wo durch scheinbar völlig geschlossene, kutikulare Membranen eine Zelldurchwanderung erfolgt.

Eigne Beobachtungen.

Die kurze geschichtliche Übersicht ergab ein Resultat, wonach die Mehrzahl der neueren und eine nicht unbeträchtliche älterer Untersuchungen einen follikulären Ursprung aller Eihüllen als sicher betrachten. Auch bei allen andern Tierkreisen müssen wir die zelligen Eihüllen als follikuläre Bildungen ansprechen. Es ist verständlich, daß bei derartiger Sachlage es wohl nur eine Frage der Zeit sein dürfte, bis wir mit Sicherheit eine Genese der Testazellen durch freie Zellbildung ausschließen können. Auch meine Untersuchungen, die sich ja leider nur über eine Spezies erstrecken und somit ein allgemeines Urteil nicht zulassen, ergeben unzweifelhaft einen follikulären Ursprung der zelligen Eihüllen. Aber auch mir ist es bei meinen Untersuchungen so wie Floderus (96, S. 173) gegangen, ich glaubte erst Bilder zu sehen, welche mir für den ovulären, uncleären Ursprung beweisend erschienen, wurde dann bei genaueren Untersuchungen skeptisch und schließlich durch absolut eindeutige Bilder überzeugt, daß ich mich durch Verhältnisse hatte täuschen lassen, welche in einer Zeit, da die Testazellen längst gebildet sind, sich am Keimbläschen bemerkbar machen. In diesen Fehler sind aber auch eine Reihe älterer Autoren verfallen, welche den follikulären Ursprung der zelligen Eihüllen leugneten.

a. Die Bildung des primären Follikelepithels.

In den Einestern des Cynthienovariums lernten wir schon bei schwachen Vergrößerungen (Textfig. 3 *JO*) dunkel gefärbte ovale oder rundliche Oocyten kennen. Starke Vergrößerungen beweisen, daß wir in ihnen schon beträchtlich herangewachsene Eichen vor uns haben und daß die frühesten Stadien, die sich als jüngste Oocyten erkennen lassen, außerordentlich viel kleiner sind. Die Figuren 2—5 auf Taf. IX enthalten solche Jugendstadien. Fig. 1 zeigt uns zunächst ein Stück des Cilienepithels, das für den Eileiter und die Äste desselben charakteristisch ist (auch Floderus fand solches Epithel bei Clavellina im Eileiter), und nach unten zu den Übergang in das typische Plattenepithel der indifferenten Partien der Ovarial-

höhle, das wir schon auf Jugendstadien des Ovariums (Textfig. 2) kennen lernten. An dieses Plattenepithel schließt sich kontinuierlich das Keimepithel (Fig. 2, Textfig. 2 *KE*) an, welches aus zweierlei Zellen sich zusammensetzt. Einmal finden sich meist ovale, seltener runde, stets aber abgerundete Zellen mit einem feinstgranulierten oder fast homogenen Plasma, das bei Hämatoxylin-Eosintinktion einen schmutzigen Mischton annimmt, und großem, rundlichen Kern, der eine deutliche, chromatische Kernmembran und einen deutlichen Nucleolus besitzt. Es sind diese Zellen die jüngsten Eichen, wohl Oocyten, vielleicht aber doch noch Oogonien, obgleich ich niemals Teilungsfiguren an ihnen fand. Die Unterscheidung dieser Gebilde ist aber bekanntlich nur dann möglich, wenn man Mitosen zu Gesicht bekommt. Da diese Frage für vorliegende Studie ganz nebensächliche Bedeutung hatte, schenkte ich ihr auch nur untergeordnetes Interesse. Wichtig ist, daß sich zwischen diesen kleinsten Eichen noch kleinere längliche Zellgebilde mit recht kleinem, langgestrecktem, nucleolenfreiem Kern und schmalem, klarem, oft spindelig verlängertem Plasmasaum finden. Sie stellen die jüngsten Follikelzellen dar (Fig. 2 *F*) und sind zwischen die kleinen Eichen eingelagert oder an diese angeschmiegt (Fig. 2 *F*[1]). Andre Partien des Keimepithels lassen die Scheidung in Follikel- und Eizellen nicht zu, hier finden sich mehr indifferente Zellen, denen es nicht anzusehen ist, ob aus ihnen später Eichen oder Follikelzellen werden (Fig. 2 *JE*). Je mehr die jungen Eichen, jetzt zweifellos Oocyten, sich dehnen (Fig. 3—5), um so stärker wird der Gegensatz gegenüber den klein bleibenden, immer mehr in die Länge gezogenen Follikelzellen (Fig. 5 *F*, 6 *F*), welche sich unter und um die Oocyten fortschieben und diese allmählich mehr und mehr einhüllen. Sie prominieren dabei meist gar nicht über die äußere Begrenzung der Oocyte, haben sich vielmehr nach innen in deren Plasma eingedrückt und sind oft sehr schwer zu erkennen. Das wird auch bedingt durch eine Veränderung der Plasmastruktur der Oocyten, welche zu dieser Zeit eingetreten ist, die in späteren Kapiteln näher verfolgt werden soll und im wesentlichen sich in einer starken Basophilie den Farblösungen gegenüber äußert. Dieses Verhalten erschwert die Untersuchung in hohem Maße. Denn einmal sind die jungen Follikelzellen mit ihrem so spärlichen Zellplasma fast nur erkenntlich, wenn ihre Kerne auffindbar werden — man kann also eine Kernfärbung nicht unterlassen —, anderseits aber erreicht man dadurch auch eine starke Tinktion des Oocytenzellleibes, — kurzum,

es ist leichtverständlich, daß man nicht von jedem Schnittbild Aufklärung erwarten kann und oft genug (Fig. 6) Bilder zu sehen bekommt, wo nur auf der einen Seite einige Follikelzellen der Oocyte angeschmiegt erscheinen, oder wo solche aufzufinden überhaupt nicht gelingt. In diesen Fällen muß man sich vergegenwärtigen, daß sehr leicht Follikelzellen übersehen werden können, vor allem dann, wenn sie vom Schnitt nicht quer, sondern schräg getroffen werden und daß anderseits ihre Zahl auf einem Schnitt nur sehr gering zu sein braucht. Plastisch gedacht stellen sie ja wohl zweifellos stark abgeplattete Elemente dar, die wie eine Kugelkalotte den Oocyten aufsitzen und nur dann auf Schnittbildern sichtbar werden, wenn ihr zentral gelegener Kern vom Schnitt getroffen wurde. Jedenfalls kann man bei etwelcher Geduld stets unschwer Oocyten mit einer partiellen Follikelzellhülle (Fig. 7) finden, in älteren Stadien wird ihr Erkennen immer leichter (Fig. 9, 23) und es ist keine Frage, daß eine ganz allmähliche Zunahme ihrer Zahl schließlich eine kontinuierliche Zelllage entstehen läßt. Niemals aber waren irgendwelche Andeutungen von freier Zellbildung im Ooplasma zu erkennen. Auch das Keimbläschen blieb immer von runder Gestalt und wies weder Ausbuchtungen noch Sprossungen, wie sie von Davidoff (89) sah, auf.

So resultiert bei weiterem Wachstum der Oocyten und Follikelzellen schließlich ein Zustand, wo jede Oocyte von einer geschlossenen Zelllage umgeben ist; die primäre Follikelepithelhülle ist gebildet. Ganz so, wie ich es eben beschreiben konnte, sahen auch van Beneden und Julin (87), sowie Morgan (91), in Einzelheiten unbeträchtlich abweichend Floderus (96) und Bancroft (99) die primäre Follikelhülle entstehen. Entsprechend den Angaben dieser Autoren erfolgt im Laufe der Entwicklung eine fernere Vermehrung der Follikelzellen und eine Größenzunahme derselben, bis schließlich aus dem sehr platten Follikelepithel jüngerer Stadien eine Lage kubischer oder wenig in die Länge gestreckter Zellen (Fig. 23 und 24) hervorgeht. Von einem Chorion ist in diesen Stadien noch nichts zu sehen.

b. Die Bildung der mehrschichtigen zelligen Eihüllen.

Sobald die Zellen des primären Follikelepithels durch starke Größenzunahme — eine Erscheinung, die wir im nächsten Abschnitt weiter verfolgen werden — etwa kubische Gestalt erreicht und sich an Zahl zu einer dichten Zellreihe vermehrt haben, beginnen da und

dort nach innen und nach außen einzelne Zellen aus derselben auszutreten. Die ersteren Elemente sind nichts andres als Testa- oder, wie französische Autoren sie meist nennen, Granulosazellen. Solche Stadien von nach innen, ovularwärts austretenden Follikelzellen zu sehen, ist nicht immer leicht (Fig. 24 *T*[1]), man muß vor allem sorgfältig darauf achten, nur Medianschnitte durch die betreffenden Oocyten zur Betrachtung zu wählen, da durch Schräg- oder Tangentialschnitte gar zu leicht entsprechende Bilder nur vorgetäuscht werden. Mit dieser Vorsichtsmaßregel wird man sich von dem geschilderten, tatsächlichen Verhalten schließlich unschwer überzeugen können. Der Vorgang dieses Austritts von Zellen aus dem primären Follikelepithel spielt sich zeitlich zusammen mit einer reichlichen Vermehrung der schon vorher zu findenden peripheren Dotterniederschläge ab. Die Testazellen bleiben nun an der Eiperipherie liegen, nur recht selten sah ich einzelne tiefer in das Ooplasma eindringen (vgl. Morgan [91] und Bancroft [99]), niemals aber fand ich sie in den zentraleren Partien des Eichens liegend. Daß ihre Struktur sich sehr bald nach ihrer Bildung ändert, ihre Färbbarkeit zunimmt, das werden wir in kurzem kennen lernen. Ihre Zahl erreicht bei *Cynthia* niemals eine beträchtliche Höhe, nie kommt es zur Bildung einer einheitlichen Testazellenlage und selten nur liegen die Gebilde nicht isoliert, sondern zu zweien oder dreien zu Grüppchen vereinigt (Fig. 28). Die Frage, ob alle Testazellen eingewanderte Follikelzellen darstellen, oder ob sich die eingewanderten Zellgebilde mitotisch vermehren, muß ich offen lassen. Daß ich niemals Mitosen an Testazellen beobachten konnte, spricht ohne weiteres noch nicht gegen die Möglichkeit eines derartigen Vorkommens, wenn es dasselbe auch nicht wahrscheinlich macht.

Zur selben Zeit, da nach dem Ovulum zu aus der primären Follikelhülle die Testazellen auswandern, platten sich in derselben Schicht einzelne Elemente ab und werden nun nach außen verdrängt, wo sie nach und nach eine dünne, platte Zellenhülle darstellen. Auch sie wird als Follikelzelllage bezeichnet, doch müssen wir sie jetzt als äußere Follikelepithelschicht[1] der inneren

[1] Die Bezeichnung der sekundären Follikelzellhülle, welche viele Autoren für diese Schicht gebrauchen, vermeide ich absichtlich, es liegt darin ein gewisser Gegensatz zur primären Follikelzelllage ausgedrückt, der tatsächlich nicht besteht. Sowohl die äußere als die innere Follikelzelllage und die Testazellenschicht sind ihrer Genese nach sekundärer Natur, die Bezeichnung »sekundäre Hülle« also nur einer von ihnen zuzuschreiben, ist falsch, und man wird diesen Namen wohl am besten ganz fallen lassen.

Follikelzelllage gegenüberstellen, welch letztere durch die in loco gebliebenen, aber vergrößerten Zellen des früher erwähnten primären Follikelepithels dargestellt wird. Als innerste zellige Follikelhülle wäre die Testaschicht zu erwähnen, wenn nicht durch das Auftreten einer stark lichtbrechenden, doppelt konturierten, strukturlosen Membran, dem Chorion (Fig. 25, 26 *Ch*), das sich inzwischen, als kutikulare Ausscheidung vom Follikelepithel her gebildet hat, eine scharfe Grenzlinie gegeben wäre, welche es als wünschenswert erscheinen läßt, diese innerste Lage mit einem besonderen Namen zu belegen, den sie denn auch im Sprachgebrauche allgemein bekommen hat (Testazellenschicht).

c. Das Schicksal der zelligen Eihüllen.

Von den drei zelligen Eihüllen, die wir soeben kennen lernten, bieten für uns nur die innere Follikelzellhülle und die Testazellenschicht (sofern man hier überhaupt von einer Schicht zu sprechen berechtigt ist) auch fernerhin größeres Interesse. Die äußere Follikelhülle bleibt während der ganzen Ovarialentwicklung der Oocyten eine platte, oft schwer erkennbare Zelllage (Fig. 25 F^2), die erst dann eine Bedeutung erlangt, wenn das Ei, der Reifung nahe, aus dem Ovarialstroma in den Eileiter übertritt. Die Lösung erfolgt nämlich zwischen innerem und äußerem Follikelepithel, von denen das äußere nach dem Austritt des Eies im Stroma zurückbleibt und zur Bildung des gelben Körpers Veranlassung gibt (Bancroft, 99), dieweil die innere in vielen Fällen sich eigenartig differenziert, als Papillär- oder Schaumzellenschicht in der Literatur bekannt geworden ist und dann in der Hauptsache wohl dazu dient, das aus dem Eileiter entleerte Ei im freien Wasser flottierend zu erhalten. Doch beobachten wir die Veränderungen, welche diese Schicht erleidet, etwas genauer.

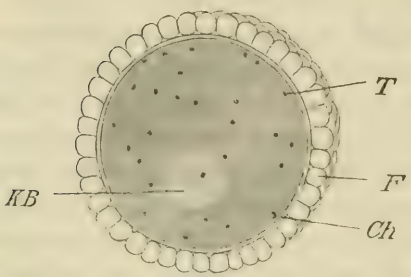
Noch bevor die Testazellen von der primären Follikelzellhülle aus gebildet werden, setzen an dieser hochgradige Veränderungen ein. Ihr Zellplasma lockert sich stark auf und in ihm treten bald rundliche, bald unregelmäßig begrenzte Gebilde auf, welche sich anfangs schwächer, später intensiver als das Zellplasma selber färben. So erscheint im ersteren Fall auf Saffranin-Lichtgrünobjekten ein schön grün tingiertes weitmaschiges Plasmanetzwerk mit hellgrünen, wohl in vivo mit Flüssigkeit erfüllten Lakunen zwischen den Protoplasmazügen, im letzteren umgekehrt stark lichtbrechende Massen von dunkelgrüner Farbe, dieweil das Plasmanetz-

werk, das eine dichtere Ansammlung nur um den Kern zeigt, als helles grünes Netz weniger hervortritt. Der Kern ist in beiden Fällen, welche ich als aufeinanderfolgende Stadien einer intensiven Zelltätigkeit auffasse, im Verhältnis zu den großen Zellen klein (sein Durchmesser beträgt höchstens ein Drittel des Zelldurchmessers, oft aber viel weniger), besitzt eine deutliche Kernmembran und ein grobmaschiges Kerngerüst. Sein Chromatin ist in Gestalt zahlreicher, kleiner, rundlicher Chromatinflocken vor allem der Kernmembran, daneben aber auch einzelnen Strängen des Kerngerüstes angelagert. Auch dieses Aussehen der Follikelzellen, wie es etwa dem Zustand auf Fig. 24 entsprechen würde, erhält sich nicht lange. Aus dem primären Follikelepithel ist inzwischen durch den Zellaustritt nach innen und außen eine mehrschichtige Hülle geworden. Von diesen zelligen Lagen muß uns, im Anschluß an die bereits geschilderten Veränderungen, zunächst das innere Follikelepithel beschäftigen. Was bei etwas älteren Oocyten sehr bald auffällt (Fig. 25 und 26) ist zunächst eine nicht unbeträchtliche Abplattung der ganzen Zelllage und ein Undeutlicherwerden der einzelnen Zellgrenzen zwischen den dicht aneinanderliegenden Zellelementen. Die Bilder, welche starke Vergrößerungen ergaben, lassen mich annehmen, daß dieser Zustand vor allem als eine Folge des gänzlichen Verschwindens der dunkelgrünen Niederschlagsmassen sich darstellt. Dafür spricht auch, daß das Aussehen der einzelnen Elemente ein viel homogeneres geworden ist. Die Färbbarkeit der Kerne hat dabei bedeutend abgenommen. Das Bild, das jetzt die innere Follikelhülle darbietet, entspricht fast vollkommen demjenigen, welches Floderus von *Corella parallelogramma* auf Taf. X Fig. 14 abbildet. Auch hier findet sich ein ziemlich homogenes Aussehen der Zellen, vermutlich bedingt durch den Gehalt an großen Flüssigkeitstropfen, die nur durch einzelne Plasmafäden voneinander getrennt bleiben.

Über die abschließenden Veränderungen, welche das innere Follikelepithel annähernd reifer Ovarialeier betreffen, haben mir meine Präparate leider nicht genügende Klarheit geschaffen. Die einzelnen Follikelzellen wiesen hochgradige Schrumpfungserscheinungen auf, welche ich mir, da im übrigen die Gewebe ja gut konserviert erschienen, nur durch ihren ganz eminenten Flüssigkeitsgehalt und ihren Mangel an reichlicherem Protoplasmagerüst erklären kann und hatten sich von ihren Nachbarzellen stets gänzlich losgelöst Ein Kern war an diesen geschrumpften Massen niemals mehr nach-

zuweisen. Ob eine homogene glänzende sich mit Safranin-Lichtgrün braunfärbende Kugel, die sich öfters darin eingeschlossen fand, als ein Degenerationsprodukt des Kernes zu deuten ist, vermag ich nicht zu sagen[1]. Tatsache ist, daß auch am lebenden Eileiterei von *Cynthia* (Textfig. 4) die innere Follikelzellhülle noch einheitlichen Charakter aufweist, die einzelnen Zellen dagegen weder einen Kern noch einen schwammigen Bau, wie er meist für die Follikelhülle reifer Ascidieneier angegeben und abgebildet ward, zeigen. Es ähnelt also die fertige Follikelzellhülle von *Cynthia* derjenigen, welche ich bei *Phallusia mammilata* feststellen konnte, auch hier finden sich keine verlängerten Papillär- resp. Schaumzellen, sondern homogene rundliche Follikelzellelemente. Wenn die Angaben Korschelts und Heiders (93) in ihrer Allgemeinheit richtig sind, daß nämlich für die Gattung *Cynthia* eine Embryonalentwicklung im mütterlichen Kloakalraum regelmäßig vorkommt, dann würde sich also die Follikelzellhülle dieser Form und diejenige von *Phallusia*, deren Eier zweifellos außerhalb des Mutterleibes sich entwickeln, trotz der verschiedenen Embryonalentwicklung gleich verhalten. Unmöglich wäre das ja nicht, aber da wir durch Julin (93) von *Styelopsis grossularia*, wo ebenfalls die Embryonalentwicklung im Muttertier stattfindet, wissen, daß hier das Follikelepithel anstatt vacuolisiert zu werden an Volumen abnimmt und zu einer ganz dünnen Hülle wird, erscheint jene Parallele nicht gerade wahrscheinlich und meine auf S. 399 geäußerte Vermutung, daß die einzelnen Arten der Gattung *Cynthia* sich in betreff der Embryonalentwicklung verschieden verhalten möchten, gewinnt so eine neue Stütze. Wie mir scheint, wäre die Erforschung der genaueren Beziehungen zwischen Embryonalentwicklung, Eihüllen und Ovarienbau bei den Ascidien eine recht dankbare Aufgabe, zu deren Lösung ich meinen Teil gern beigetragen hätte, wenn nicht die meisten dieser Fragen sich erst ergeben

Fig. 4.



Eileiterei von *Cynthia microcosmus*. Zeichnung nach dem lebenden Ei bei Lupenvergrößerung.
KB Keimbläschen; *Ch* Chorion; *F* Follikelhülle; *T* Testazellen, leicht erkenntlich an einem im Leben gelbroten Pigmentfleck. (Teils Oberflächenansicht, teils optischer Querschnitt.)

[1] Bancroft sah etwas Ähnliches bei *Styela montereyensis*.

hätten, als mein Studienaufenthalt am Meeresstrand längst beendet war. Die genannten Beziehungen zu analysieren, wird aber nur durch Untersuchungen eines reichlicheren Materials an Ort und Stelle möglich sein.

Es fragt sich, wie wir die schon so frühzeitig einsetzenden Veränderungen an der Follikelhülle zu deuten haben. Bisher ist dies meines Wissens stets nur im Sinne der Degeneration geschehen, und dabei wurde gewöhnlich der ganzen Frage nur sehr wenig Aufmerksamkeit geschenkt. Es spielen aber gerade die Follikelzellen beim Wachstum des Eies eine nicht unbedeutende Rolle, sei es, daß man in ihnen Elemente sieht, welche Nährstoffe für das Ei bilden und an dieses abgeben, oder, daß man sie nur als Durchgangsstationen für diese Nährstoffe, welche wir uns in flüssigem Zustand denken müssen, ansieht. Daß ihnen eine derartige Bedeutung zukommen muß, dazu berechtigen uns die Erfahrungen an andern Evertebraten- und Vertebrateneiern; auch ist es selbstverständlich, daß das Wachstum der Eier doch nur auf Kosten eines fortlaufend von außen ihnen zugeführten Materials möglich ist. In den frühesten Stadien kann dies ohne Vermittlung der Follikelzellen direkt mit der Eiperipherie in Berührung treten, später ist eine Nahrungsaufnahme ohne diese Vermittlung undenkbar. Und diese Tätigkeit der Follikelzellen scheint mir auch objektiv nachzuweisen zu sein. Wir sahen gerade zu den Zeiten, wo das Ei am meisten wächst, d. h. mit Beginn der Dotterbildung, das Auftreten von erst heller, dann stärker sich färbenden Niederschlägen im Zellplasma der Follikelhülle[1], ich deutete sie als Bildungen durch aktive Zelltätigkeit, indem ich an ähnliche Veränderungen in tätigen Drüsenzellen denke. Ob aber die Tatsache, daß gerade zu der Zeit, wo die Dotterbildung auf der Höhe steht (Fig. 24), auch die stärkste Volumentfaltung der Follikelzellhülle und die größte Zahl an Niederschlagsmassen sich konstatieren läßt im Sinne einer besonders hochgradigen Aktivität der Follikelepithelelemente aufzufassen ist, scheint mir nicht gerade wahrscheinlich, vielmehr möchte ich diesen Zustand mit dem schleimerfüllter mucöser Drüsenzellen vergleichen, der wohl von den meisten Autoren als der einer Erschöpfung des Protoplasmas aufgefaßt wird. Dieser Zustand — nicht aber die Erscheinungen von Niederschlägen in noch nicht so voluminösen Follikelepithelzellen — könnte also im Sinn der meisten

[1] Auch in den Follikelzellen der Fig. 23 ließen sich diese Niederschläge mit stärkeren Systemen unschwer nachweisen.

Autoren, die sich mit den Eihüllen der Tunicaten beschäftigt haben, vielleicht als eine Degenerationserscheinung gedeutet werden. Daß es sich in späteren Stadien der Follikelzellen älterer Eier um einen solchen Prozeß tatsächlich handelt, geht aus der Abnahme der Kernfärbbarkeit und dem Homogenerwerden des ganzen, offenbar gequollenen Zellleibes hervor. Unter allen Umständen liegt es mir fern, die grünen Niederschlagsmassen der Follikelzellen mit den anfangs ebenfalls schön grün erscheinenden Dotterkügelchen im Ooplasma (Fig. 23 *D*) chemisch identifizieren zu wollen, etwa aus der gleichen Färbbarkeit zu schließen, daß der Dotter eigentlich ein Produkt der Follikelzellen sei und erst sekundär ins Ei gelange, aber darin schließe ich mich Lubosch (03) vollkommen an, daß ich zwischen der Tätigkeit der Follikelzellen, wofür ich objektive Anzeichen gefunden zu haben glaube, und der Dotterbildung im Ei selber einen Zusammenhang erkenne, in dem Sinne, daß von seiten der Follikelzellen eine die »Vorstufe des Dotters bildende Substanz« produziert wird, welche durch das Chorion hindurch diffundiert. Wie und unter welchen Bedingungen aus dieser Vorstufe dann tatsächlich Dotter gebildet wird, das wird vorerst zu erklären bloß versucht werden können, hier möchte ich nur hinzufügen, daß für andre Tierklassen eine Reihe von Angaben eine entsprechende Tätigkeit des Follikelepithels bezeugen (vgl. das Sammelreferat von Lubosch, 02).

Wie weit die degenerativen Erscheinungen der Follikelzellhülle gehen und ob diese Elemente nicht in späterer Periode (zum Teil vielleicht) ein zum Aufbau des Embryos dienendes Material liefern, ist eigentlich noch nicht genügend untersucht worden. Auch sind die Bilder, welche die Autoren von der Follikelzellhülle der verschiedenen Ascidien geben außerordentlich wechselnde. Dort, wo es zur Ausbildung von sogenannten Schaum- oder Papillärzellen kommt, scheint allem Anschein nach von direkt degenerativen Veränderungen dieser Elemente während der Wachstums- und Reifungsperiode des Eies nicht gesprochen werden zu können, die deutliche Plasmastruktur und die gute Färbbarkeit des Kernes (vgl. z. B. Korschelt und Heiders Lehrbuch. Allg. Teil, Fig. 182, S. 324 nach von Kupffer) würden eine derartige Annahme eher ausschließen. Wenn meine Untersuchungen und Deutungen auch sehr unvollständig genannt werden müssen, so dürften sie, wie ich hoffen möchte, doch für nachfolgende Untersuchungen an reichhaltigerem Material einen Fingerzeig abgeben, dem Verhalten der Follikelzellen in der Eiwachstumsperiode größere Aufmerksamkeit zu schenken.

Das Schicksal der Testazellen zu verfolgen, bietet nicht minderes Interesse. Auch frühere Autoren haben mehr als einmal versucht, aus ihrem Schicksal auf ihre Bedeutung zu schließen. Seit Milne-Edwards (42), Kowalevsky (66) und Kupffer (70) aus ihnen den Gallertmantel erwachsener Ascidien ableiten zu können glaubten, sind sie mehr als einmal als besonders wichtige Elemente angesehen worden. Nach dem heutigen Stand der Forschung deutet alles darauf hin, daß sie sich weder an der Bildung des Gallertmantels beteiligen, noch als ausgesprochene Schutzhülle zu betrachten sind. Vielleicht spielten sie in der Phylogenese einst eine größere Rolle, denn die Beobachtungen Salenskys (02), der bei gewissen Aplididen, Pyrosomen und Salpen unter Beteiligung der »Kalymmocyten«)Testazellen) eine Placentarbildung nachwies, scheinen mir recht interessant und beachtenswert. So würde womöglich die Bedeutung der Testaelemente verständlich, wenn man die Embryonalentwicklung im mütterlichen Leib als die primitivere, die freie Embryonalentwicklung als Neuerwerb ansähe. Doch diese Fragen lassen sich vorerst nicht lösen, alle Vermutungen gehören ins Gebiet der Spekulation. Wahres Verständnis aber können nur tatsächliche Beobachtungen bringen, deren Zahl leider noch eine recht kleine, jedenfalls vollkommen ungenügende ist.

Floderus und Bancroft haben sich bemüht, die frühzeitigen Veränderungen an den Testaelementen, welche ihnen den Eindruck degenerativer Veränderungen machten, genauer zu verfolgen, sie sahen ersterer bei *Styela rustica*, letzterer bei *Styela montereyensis* das Auftreten chromatophiler Körner im Protoplasma der Testazellen, kamen aber auf Grund verschiedener Beobachtungen zu differenten Resultaten. Floderus beschreibt sie als an lebendem Material hell und stark lichtbrechend, an konserviertem als anfangs mit Dotterkugeln sehr übereinstimmend. Wie letztere färben sie sich anfangs mit Eosin und erlangen erst später eine erhebliche Affinität für Kernfarben. »Mitunter finde ich in solchen Zellen vereinzelte Körner, die schon die blaue Farbe (des Hämatoxylins) angenommen haben, während die übrigen noch die hellrote (des Eosins) beibehalten, und es ist offenbar, daß erstere aus letzteren durch irgendeinen Umwandlungsprozeß hervorgehen, der sich durch diese verschiedenen Färbungsverhältnisse kundgibt. Die eosinophilen Körner ihrerseits sind — allem Anschein nach — lediglich wahre Dotterkugeln, die aus dem umgebenden Dotter in die junge Testazelle sekundär eingewandert sind.«

Ganz anders sind die Erfahrungen, welche Bancroft an seinem Material von *Styela montereyensis* machen konnte. Er sieht, zur Zeit da die ersten Dotterkugeln auftreten, eine unregelmäßige Vacuolisierung des Cytoplasmas junger Testazellen und in den Vacuolen alsbald Intravacuolarkörper erscheinen, welche sich mit Kernfarben hell tingieren. Ihre Zahl nimmt fortwährend zu, und in ihrem Innern treten stärker lichtbrechende und stärker chromatophile Corpuscula auf, die auf Kosten der Intravacuolarkörper an Größe zunehmen. Sogenannte Intralamellarkörper von gleicher Färbbarkeit und vermutlich gleicher Genese, an der der Kern nicht beteiligt ist, bilden sich währenddem ohne Beziehung zu Vacuolen im Cytoplasma und erfüllen schließlich mit den erstgenannten Corpuscula den ganzen Zellleib. Was den Nucleus betrifft, so erhält er sich während dieser degenerativen Prozesse relativ lang, nimmt allmählich an Färbbarkeit ab und ist schließlich nicht mehr zu sehen. Über die Bedeutung und Funktion der Testazellen äußert sich Bancroft folgendermaßen: »Starting as normal and vigorous cells in the follicular epithelium, their activity (als Lieferant von Nährmaterial für das Ei) is so great that degenerative changes in the shape of vacuolation appear in them, while the follicle cells proper still retain their normale appearance. The early occurence and complexity of these processes offer the best possible evidence for the intensity of the activity. It is not surprising, therefore, and I think we have no right, a priori, to expect that cells which have worked so hard that they have lost their vitality — cells in which degenerative changes have set in — should become further involved in the developmental processes of the embryo.«

Meine Beobachtungen an *Cynthia microcosmus* schließen in manchen Punkten sich an die Angaben genannter Autoren an. Die Testazellen bilden sich, wie wir sahen, zu einer Zeit aus der primären Follikelhülle, da diese sich bereits im Zustand einer gewissen Aktivität befindet (Fig. 24). Auch in den jungen Testazellen finden sich ähnliche grüne Niederschläge, wie sie in den primären Follikelzellen (S. 406) beschrieben werden konnten, es sind wohl die eosinophilen Körner Floderus', welche dieser als eingewanderte Dotterkugeln erklärt. Ihre Zahl ist nur in solchen Testazellen eine einigermaßen beträchtliche, welche sich noch nicht ganz aus der Follikelzelllage losgelöst haben, bald nimmt sie — offenbar durch Verflüssigung der Niederschläge — ab und es ist nun dem Zufall überlassen, ob in jungen, freien Testaelementen sich noch eine größere oder kleinere Anzahl dieser

grünen Kugeln findet oder ob sie bereits ganz verschwunden sind, wie dies späterhin immer der Fall ist. Schon bevor es aber zu diesem Zustand kommt, alsbald nachdem die Testazelle aus der Follikelhülle ausgewandert ist (Fig. 24 *T'*), verändert sich das Aussehen derselben noch in andrer Weise. Einmal verliert das Cytoplasma fast plötzlich seine Färbbarkeit für Plasmafarben, wenigstens tingiert es sich nur ganz minimal und kontrastiert so ganz beträchtlich zum Plasma der inneren Follikelzellhülle (Fig. 24 *T'*), und dann treten zunächst ein bis zwei, bald mehr kleine, stark lichtbrechende, mit Safranin und Hämatoxylin sich außerordentlich stark färbende Kugeln im Cytoplasma auf, zunächst kleiner, dann größer werdend, jedoch nie Dimensionen wie sie der Kern zeigt, erreichend. Dieser letztere hat sich während all dieser Vorgänge nicht verändert, hat noch vollkommen das Aussehen, wie ich es oben von den Kernen der inneren Follikelhülle zu schildern Gelegenheit hatte, und ist bald zentral, bald exzentrisch gelagert. Es ist klar, daß nach dieser Schilderung sich Bilder finden können, wo sich, wie es Floderus sah, im Cytoplasma zweierlei Körner, solche, die sich mit Kernfarben und solche, die sich mit Plasmafarben tingieren, erkennen lassen, — für den Übergang der einen in die andern habe ich keine einzige Beobachtung machen können, vielmehr die allmähliche Lösung der eosinophilen Körper Floderus' (bei mir waren sie grün gefärbt) mehr als einmal in Abblassung der Färbbarkeit und Unscharfwerden der Begrenzungen gesehen. Ebensowenig halte ich natürlich diese grünen Kugeln für eingewanderte Dotterelemente. Vielmehr glaube ich, daß, nachdem die Follikelzelle zur Testazelle geworden, ihre frühere Zelltätigkeit allmählich abklingt und aufhört, dagegen ein andrer Prozeß mit steigender Intensität sich einleitet, welcher in Veränderung des Cytoplasmas und vor allem in der Bildung der »safraninophilen Kugeln«, wie ich diese Gebilde im folgenden der Kürze halber nennen werde, besteht. Während ihre Zahl z. B. auf Fig. 24 noch eine recht geringe ist, sind die Testazellen auf Fig. 25 schon reichlicher mit solchen erfüllt und schließlich ist der ganze Zellleib vollkommen mit ihnen durchsetzt, so daß es unter Umständen schwer wird, eine protoplasmatische Zwischensubstanz aufzufinden oder zu konstatieren, ob diese Gebilde (Fig. 28) überhaupt noch einen Kern besitzen. Daß es gänzlich falsch wäre, etwa die blauen, mit *T* bezeichneten Gebilde auf Fig. 28 selber als Kern anzusehen, dürfte schon aus der bisherigen Beschreibung zur Genüge hervorgehen und ich kann, um dies zu beweisen, gleich beifügen, daß es mir mit

geeigneten Methoden, z. B. Biondis Dreifarbengemisch, gelang den Kern den safraninophilen Kugeln gegenüber durch kontrastierende Färbung darzustellen. Dabei ergab sich, daß dessen Struktur in keiner Weise Veränderungen erlitten hat. Ob, wie mir es manchmal schien, die Färbbarkeit tatsächlich etwas herabgesetzt worden ist, läßt sich natürlich schwer sagen, wo die Menge der umlagernden safraninophilen Kugeln schon als mechanisches Hindernis für ein reichliches Eindringen der Farblösung angesehen werden muß. Im allgemeinen erschienen mir die safraninophilen Körner oder Kugeln homogen zu sein, nur ganz selten besaßen sie ein helleres Körnchen im Zentrum oder umgekehrt einen helleren Ring um ein dunkleres Zentrum und erinnerten dann an die Angaben Bancrofts. Aber das waren sehr seltene Ausnahmen. Die Größe der Körnchen ist nur geringem Wechsel unterworfen, ihre Gestalt stets schön kugelig. Woher sie entstehen, ist mir ein Rätsel geblieben, denn weder von seiten des Cytoplasmas noch des Kerns zeigte sich irgendwelche Reaktion, die eine Beziehung zu ihnen auch nur angedeutet hätte. Daß sie von außen eingewandert seien, halte ich für so gut wie unmöglich, weder die Dotterkugeln noch die Cytosomen des Ooplasmas können meines Erachtens mit ihnen in Beziehung gebracht werden. So ist es immerhin noch am wahrscheinlichsten, daß sie in loco entstehen und sich durch Apposition vergrößern. Um eventuell nähere Aufschlüsse über ihre Natur zu erlangen, habe ich systematisch eine Reihe von Färbungen angewandt und dadurch eigenartige Resultate erzielt, die zwar keine definitiven Schlüsse zulassen, aber immerhin einiges Interesse boten. Neben Hämatoxylin (nach Delafields Methode dargestellt) und dem basischen Safranin war es das basische Methylgrün in Ehrlich-Biondis Dreifarbengemisch, zu welchem diese Körner eine starke Affinität zeigten (die Kerne färbten sich bei letzterer Methode ebenso wie das Chromatin der Oocyten mit Fuchsin rot), während das ebenfalls basische, wässrige Borax-Karmingemisch sie absolut nicht tingierte[1]. Absolut basophil sind diese Körner also zweifellos nicht, daß sie daher auch kein echtes Chromatin darstellen, ist damit natürlich implizite gesagt. Jedenfalls enthalten aber die Testazellen einen Stoff, welcher den andern Follikelhüllen nicht zukommt, und was noch eigenartiger ist, das ist

[1] Daß die Nachbehandlung mit Salzsäurealkohol hieran nicht schuld sein kann, entnehme ich daraus, daß die saure Nachbehandlung nach der Biondischen Färbung das Resultat durchaus nicht alterierte.

die Tatsache, daß sich auch im lebenden Zustand die Testazellen in einem chemischen Gegensatz zu den Follikelzellen befinden. Diese Beobachtung konnte Prowazek (02) machen, welcher an dem Tier entnommenen *Ciona*-Eiern, die mit Neutralrot in Berührung kamen, sah, daß der Kern der Schaumzellen eine gelbrote, der der Testazellen eine mehr blaurote Nuance annahm, — das deutet eine Alkaleszenz in einem, eine Anwesenheit von Säuren im zweiten Fall an. Dazu kommt, daß die Testazellen von *Cynthia* durch einen eigenartigen Farbstoffgehalt charakterisiert sind, der den Follikelzellen nicht zukommt. Textfig. 4 läßt unter dem Chorion gelegen an der ganzen Oocytenoberfläche schwarze Pünktchen erkennen, die im Leben durch gelbrote Farbe sich auszeichneten und ganz zweifellos zu Testazellen gehörten. Denn sobald ein Ovulum durch längeres Liegen im Wasser sich etwas vom Chorion zurückzog, waren die ovalen Testazellen mit ihren kleinen, gelbroten Fleckchen leicht zu sehen. An fixiertem Material habe ich nirgends etwas von Farbstoffgehalt gemerkt.

Dies alles vermag uns die Bedeutung der Testazellen kaum verständlicher zu machen — haben wir die Vorgänge im Sinne einer regen Zelltätigkeit, also etwa einer Produktion von Nährmaterial zu deuten — dann müßten wohl die safranophilen Körner ein solches für die Oocytenernährung bereitetes Produkt darstellen, — oder sind es degenerative Prozesse, die sich hier abspielen? Auch mir ist es nicht möglich, die Frage zu beantworten. Für die erstere Möglichkeit spricht die so rasche Anhäufung der Körnchen und ihr allmähliches Wachsen, dafür auch eine merkwürdige Beziehung des Keimbläschens zu den Testazellen (vgl. Fig. 19 und 20), welche später noch zu besprechen sein wird, für die letztere die Tatsache, daß eine Abnahme der Zahl der Körner, ein Einwandern oder Austreten derselben auch nicht ein einziges Mal zu konstatieren war. So muß also die Frage nach der Bedeutung und Aufgabe der Testazellen offen bleiben. Ob nicht das Verhalten dieser Elemente beim frühen Embryonalleben der Eier mehr Einblicke ermöglichen könnte? Die Tatsache, welche Metcalf (00) angibt, daß die Testazellen bei *Leptoclinum* und *Salpa* aufgefressen, in toto in das Plasma der sich teilenden Blastomeren aufgenommen würden, spricht ebenso wie eine ältere Beobachtung von Davidoffs (89) dafür, daß sie kein unwesentliches, wenigstens kein zu weiterer Verwertung unbrauchbares Material enthalten.

II. Die weitere Entwicklung der Oocyten.

A. Das Verhalten des Ooplasmas und die Dotterbildung.

a. Geschichtliche Übersicht.

Die objektiven Tatsachen, welche heutzutage von der Dotterbildung im tierischen Ei — in betreff der Deutung dieser Prozesse sei auf ein späteres Kapitel verwiesen — bekannt sind, werden in den zusammenfassenden Werken Korschelts und Heiders (02) und Waldeyers (02) etwa folgendermaßen geschildert.

Während in frühen Stadien der Oocyten das Cytoplasma gleichmäßiges, meist fein granuliertes Aussehen und dabei wabigen oder alveolären Bau besitzt, treten zu einer bestimmten Zeit Vacuolen in demselben auf, welche verflüssigte Eiweißmassen (vielleicht schon eine Vitellinsubstanz) repräsentieren. In diesen Vacuolen schlagen sich alsbald die ersten Dotterelemente nieder, Körnchen, im wesentlichen aus Eiweißkörpern und nucleinhaltigen Substanzen, den Paranucleinen Kossels (86) bestehend, welche sich durch Apposition vergrößern und dann in den verschiedenen Tierklassen ganz wechselnde Gestalt annehmen. Die Zahl der Dotterniederschläge nimmt rasch zu und erreicht ebenfalls sehr verschiedene Grenzen. Das Cytoplasma wird so zu einem feinen Netz- oder Maschenwerk (sekundäre Alveolärstruktur) und umfaßt in seinen Maschen die Dotterelemente. Für das Wesen des Prozesses scheint es ziemlich irrelevant zu sein, ob die erste Dotterbildung von dieser oder jener Partie des Ooplasmas ihren Ausgangspunkt nimmt, — immerhin lassen eine Reihe von Angaben vermuten, daß eine Beteiligung des Keimbläschens bei der Dotterbildung anzunehmen sein dürfte.

Die Dotterbildung der Tunicaten haben mehr oder weniger eingehend — abgesehen von den älteren Arbeiten, die jedoch mit ungenügenden optischen Mitteln entstanden — von Davidoff (89), Morgan (91), Floderus (96), Bancroft (99) und Crampton (99) studiert.

Davidoff (89) fiel schon die starke Granulierung und Färbbarkeit des Ooplasmas junger Oocyten auf. Bald verlor sich aber dieselbe und plötzlich, noch vor dem Ausstoßen der Abortiveier, sah er alles Ooplasma zu Dotter zerfallen. Die Gestalt der Dotterkörper ist wechselnd, sie platten sich gegenseitig ab und werden nicht selten sogar eckig, auch ihre Größe variiert sehr. Da alles Ooplasma in toto zu Dotter geworden, findet sich zwischen den einzelnen Ele-

menten zu dieser Zeit keine Zwischensubstanz. Eine solche wandert aber allmählich vom Keimbläschen her ein. Diese entsteht aus dem Karyoblast als ein fein granuliertes Plasma, welches Davidoff im Hinblick auf seine spätere Aktivität als Ergoplasma bezeichnet. Das Ergoplasma tritt in Beziehung zum Dotter, bildet ein feines Netzwerk zwischen den Dotterelementen und durchsetzt schließlich das ganze Ovulum. Nach der Befruchtung des Eies und den ersten Teilungen läßt es sich stets in allen Teilungsprodukten nachweisen.

Morgans (91) Angaben sind nicht sehr detailliert, es interessiert uns davon einmal diejenige, wonach das Ooplasma junger Oocyten von *Cynthia ocellata* sich mit Kernfarben sehr dunkel tingiert und dann, daß er die Dotterbildung bei *Clavellina* in der Peripherie des Kernes einsetzen sah.

Floderus (96) gibt eine Reihe feiner Beobachtungen. Bei all den vielen Spezies, die er untersuchte, fiel ihm das Verhalten des Ooplasmas der jüngsten Eier auf. In lebendem Zustand nahezu homogen, hell und durchsichtig, fand er es bei der Behandlung mit Fixierungsmitteln aus einer Menge von Körnchen zusammengesetzt, die in einer hellen Zwischensubstanz liegen. Die »Kornsubstanz« zeigt starke Affinität der Kernfarben, die Zwischensubstanz färbt sich mit Plasmafarben kaum merklich, mit Kernfarben gar nicht. Die Zahl der Körnchen nimmt mit dem Wachstum der Oocyten zu, sie rücken näher zusammen, so wird das Aussehen des Plasmas ein mehr feinkörniges, gleichförmiges, dieweil die Zwischensubstanz nur sehr spärlich vorhanden zu sein scheint. Bei *Ciona* und *Styela*, im Gegensatz zu *Clavellina*, finden sich die ersten Dotterelemente in der Umgebung des Keimbläschens und »zwischen den eosingefärbten Dotterkugeln sieht man wenigstens anfangs, selbst wenn die Dotterbildung im ganzen Plasma des Eies fortgeschritten ist, ein deutliches Netz von einer körnigen oder fast fadenähnlichen Substanz[1], die sich durch Hämatoxylin begierig färbt und ohne Zweifel der Rest des ursprünglichen Eiprotoplasmas ist.«

Am Ei von *Distaplia occidentalis* hat Bancroft (99) die Granulafärbung jüngster Oocyten ebenfalls bemerkt. Er konstatiert zunächst große, stark färbbare Granula, dann eine Abnahme der Tingierbarkeit und der Größe, wobei zugleich das Netzwerk des Plasmas deutlicher wird. An den Knotenpunkten erscheinen allerfeinste Granula. Eine Korrelation dieser Veränderungen mit der Größe des

[1] Im Original nicht gesperrt.

Eies scheint ihm nicht zu bestehen. Die Dotterbildung setzt zunächst an der Peripherie des Eies ein, zugleich wird dort das Netzwerk im Cytoplasma undeutlicher und verschwindet schließlich ganz, während in den zentraleren Teilen des Eies dasselbe noch fortbesteht. In zentraler Richtung schreitet inzwischen die Dotterkörnerbildung fort, so daß Bilder resultieren, wo gegen das Chorion hin die größten, gegen das Keimbläschen hin sich immer kleinere Dotterniederschläge finden. Die Intervalle zwischen den einzelnen Elementen sind im Gegensatz zu jüngeren Stadien nicht mehr von Cytoplasmanetzzügen, sondern einer hyalinen Substanz, offenbar einer Vorstufe des Dotters, ausgefüllt. Aber auch um den Kern herum setzt nun eine Dotterbildung (zentrale im Gegensatz zur obenerwähnten peripheren) ein, das Keimbläschen erscheint von einem homogenen Mantel umgeben und verkleinert sich allmählich, während der homogene Mantel bald ebenfalls in Dotterkörper zerfällt, welche bald von sphärischer, bald mehr eckiger Gestalt nunmehr das ganze Ooplasma erfüllen, bevor noch die Oocyte ihre definitive Größe erreicht hat.

Die eingehendsten Berichte über die Dottergenese im Ascidienei endlich gibt Crampton (99) in seinen studies upon the earley history of the ascidian egg, einer interessanten Arbeit, welche Lubosch bei seinem Sammelreferat über die Dotterbildung entgangen zu sein scheint. Mit ihr müssen wir uns etwas eingehender befassen. Wie alle andern zitierten Autoren, sah auch er in jüngsten Oocyten (seine Beobachtungen beziehen sich auf *Molgula manhattensis*, deren Ovarien mit Sublimat-Eisessig konserviert waren) eine dunkle Färbung des Cytoplasmas, die jedoch eine kleine Zone, kappenförmig dem Kern aufsitzend, nicht betraf, diese zeigte eine starke Affinität zu Plasmafarben und eine Zusammensetzung aus einzelnen, stark lichtbrechenden Körnchen. Sie ist es, welche nach ihm mit der Dotterformation in direkten Zusammenhang gebracht werden muß, welche dem Dotterkern der Autoren entsprechen soll und die Crampton mit dem Namen der Dottermatrix belegt. Ihre Lagerung zeigt, daß sie entweder vom Kern oder unter direktem Einfluß desselben entsteht, ihre Farbenreaktion, kombiniert mit Verdauungsproben, ergibt, »daß diese Granula albuminöser Natur sind, im Gegensatz zum Cytoplasma, welches .... vermutlich aus Pseudo-Nuclein besteht.« (Ich möchte schon an dieser Stelle betonen, daß ich mich der Deutung dieser Dottermatrix nicht anschließe, — ihre Affinität zu Plasmafasern ergibt wohl zur Genüge, daß sie eben dem Dotterkern der Autoren nicht entsprechen kann, ihre Zusammensetzung aus lichtbrechenden

Granula aber läßt sie meines Erachtens als eine Ansammlung sehr frühzeitig entstandener Dotterkügelchen erkennen. Doch wir werden uns später noch mit diesen Gebilden zu beschäftigen haben). Die Dottermatrix wird bei weiterem Wachstum des Eichens von fortschreitend loserem Gefüge, die einzelnen Körnchen fangen an, sich nach allen Seiten zu zerstreuen und gleichzeitig lockert sich das früher ziemlich homogene basophile Cytoplasma auf, läßt Vacuolen entstehen und bekommt so ein alveoläres Aussehen. »The albuminous granules lie imbedded in this vacuolated interalveolar substance, and are not to be confounded with the vacuoles themselves, which show a quite different staining reaction.« Die zerstreuten Granula der ursprünglichen Dottermatrix vergrößern sich zu Dotterkugeln offenbar auf Kosten der Zellflüssigkeit, welche sich in den Vacuolen fand, das Interalveolarplasma (Cytoplasma) tritt mehr und mehr zurück und zwischen den großen Dotterkugeln werden in ihm nunmehr kleine, ebenfalls acidophile Granula sichtbar, Mikrosomen, welche Crampton, wie mir scheint ohne genügende Begründung, zu den eigentlichen Dotterkörnern, welche der Dottermatrix entstammten, in einen gewissen Gegensatz bringt. Auch sie werden offenbar später zu Dotterelementen.

b. Eigne Beobachtungen.

Meine Beobachtungen lehnen sich in manchen Punkten an die zitierten Autoren und ihre Resultate an, in wesentlichen Fragen glaube ich aber doch jenen gegenüber einen andern Standpunkt einnehmen zu müssen. Leider kann ich, ihn zu stützen, auch auf keine ganz vollständigen Untersuchungen hinweisen. Sie beziehen sich nur auf konserviertes Material und sind daher immerhin etwas einseitig, die Untersuchung an frischem Material, deren Wert gerade neuerdings wieder von His (00) betont wurde, fehlt gänzlich. Sie ist besonders wichtig dann, wenn es sich darum handelt, die Form und Zusammensetzung der Dotterelemente näher zu ergründen. Ob sie auch für die Lösung der Fragen, mit denen ich mich aber in erster Linie beschäftigt habe, die Relationen zwischen Deuto- und Ooplasma zu ergründen, von so einschneidender Wichtigkeit ist, möchte ich allerdings bezweifeln und so gebe ich mich der Hoffnung hin, daß man die hier niedergelegten Beobachtungen, trotzdem sie kein ganz vollständiges Bild bieten, doch als einen bescheidenen Beitrag zur Klärung dieser wesentlichen Fragen betrachten möge.

Aus äußeren Gründen werde ich den Werdegang der Verän-

derungen im Zellleib der Oocyten in vier Perioden einteilen, betone aber ausdrücklich, daß diese keine scharfen Grenzen zeigen, vielmehr allmählich fortlaufende Prozesse darstellen.

1. Periode. Bis zum Auftreten der ersten Symptome von Dotterbildung.

Schon eingangs, bei der Schilderung der primären Follikelhülle, hatte ich Gelegenheit, auf die kleinsten Oocyten und ihre Struktur, wenigstens andeutungsweise, hinzuweisen. Wir fanden bei den ersten Stadien, welche als Oocyten anzusprechen wir berechtigt zu sein glaubten, die längliche Gestalt und einen größten Durchmesser von etwa 10—13 μ besaßen (vgl. Fig. 2 *O*), einen relativ großen, rundlichen Kern und ein anscheinend homogenes, sich weder mit Kern- noch Plasmafarben rein färbendes Ooplasma, welches einen Mischton angenommen hatte. Bald aber ändert sich dieses Verhalten. Jetzt treten im Ooplasma kleinste Körnchen auf (Fig. 3 und 4), welche eine starke Affinität zu Hämatoxylin und Safranin aufweisen (basophile Körnchen), dazwischen eine netzige oder wabige Grundsubstanz, welche sich mit Eosin leicht tingiert und schließlich farblose Partien, — offenbar Flüssigkeitsvacuolen — die in das Netz der Zwischensubstanz eingelagert sind. Das Bild wird mit der Größenzunahme der Oocyten deutlicher (Fig. 5 und 6), die basophilen Körnchen — die Kornsubstanz Floderus' — werden größer und stellen jetzt bald rundliche, bald ovale Gebilde dar, sind öfters grüppchenweise aneinandergelagert und ihrerseits in die erwähnte Zwischensubstanz eingebettet. Nicht selten zeigen sie in der Nähe des Kernes eine reichlichere Anhäufung (Fig. 6). Es fragt sich, was für Zellgebilde wir in diesen Körnern und Schollen — die von fast allen Beobachtern des Tunicateneies gesehen wurden — vor uns haben. Meines Erachtens gehören sie zu den weitverbreiteten basophilen Granula der Evertebrateneier, die so oft gefunden, so wenig in ihrer Bedeutung erforscht wurden, und so möchte ich sie den Mikrosomen Hertwigs (93) oder den damit identischen Cytosomen Prenants (99) gleichstellen, sie auch mit diesen Namen belegen oder im Hinblick auf Veränderungen und Wandlungen, die sie später erleiden, schon als Mitochondrien nach dem Vorgang Bendas (98) bezeichnen. Auf ihre chemische Natur und ihre Genese werden wir später zu sprechen kommen. — Nach den geschilderten Stadien (Fig. 6, 21) kommt nicht mehr ein weiteres Wachstum der Cytosomen, sondern ein ziemlich rasch einsetzender Zerfall derselben, ein Kleinerwerden Hand in Hand mit einer starken Vermehrung ihrer Anzahl zustande.

Jetzt erfüllen sie zunächst als feine Körnchen, dann mit Vorliebe zu mehreren in einer Reihe aneinandergeschmiegt und so kleinste Fädchen darstellend, das ganze Cytoplasma, welches in seiner Grundmasse ein vollkommen homogenes Aussehen bekommen hat. Daß das Gesamtbild solcher Oocyten (Fig. 7, 9, 22) durch eine hellere Tönung — die Abnahme der Färbbarkeit andrer Autoren — gegenüber dem Stadium grobscholliger Cytosomen (Fig. 21) sich unterscheiden muß, ist ohne weiteres einleuchtend. Nicht immer aber erfolgt diese Umwandlung durch den ganzen Zellleib in solch gleichmäßiger Weise und der angegebenen Reihenfolge, daß aus grobscholligen Cytosomen feinkörnige, aus diesen ganz kurze Fädchengebilde werden. Vielmehr sah ich, allerdings recht selten, auch Bilder, wo in der Kernnähe sich schon fädige (und zwar für so frühe Stadien schon merkwürdig lange Fädchen) Gebilde fanden, dieweil in den peripheren Partien des Eichens noch grobschollige, dunkle Cytosomen gelagert waren (obere, kleinere Oocyte auf Fig. 6 *a*), der Umwandlungsmodus also ein gleichsam abgekürzter ist. Daß das Bild, welches die untere Oocyte auf Fig. 6 *a* darstellt, nur einen etwas fortgeschritteneren Typus der oberen repräsentiert, braucht kaum noch hervorgehoben zu werden. Außerordentlich deutlich ist auf beiden Figuren, wie die Fädchengebilde (Chondromiten), soweit sie in besonderer Nähe der Kernmembran sich finden, sich der Kernform durch eine leichte Krümmung angepaßt haben, während die weniger zentralen eine solche konzentrische Anordnung um das Keimbläschen nicht erkennen lassen. Nicht ganz klare Auskunft vermag ich über die Struktur der Grundmasse in diesen Oocyten zu geben, wohl schien mir bisweilen ein alveolärer Bau vorzuliegen und die Mikrosomen dann den Wänden aufgelagert, ein sicheres Urteil mag ich aber nicht abgeben, da in den früheren Etappen dieser Periode die Grundsubstanz sich kaum färbt, in den späteren die Cytosomenzahl so enorm vermehrt ist, daß selbst dünne Schnitte von 2 μ Dicke mich zu keinem sicheren Urteil bringen konnten. Ausdrücklich betont sei, daß das Keimbläschen während dieser Periode stets langsam an Größe zunimmt, einen typischen, fast immer völlig gleichbleibenden Bau zeigt und eine größere Aktivität dem Cytoplasma gegenüber eigentlich nicht erkennen läßt.

2. Periode. Das Erscheinen von Vacuolen im Ooplasma und die ersten Dotterniederschläge.

Kaum haben sich die Cytosomen zu den ganz kurzen Chondromiten, welche also das ganze Plasma des Oocytenleibes dicht erfüllen, aneinandergereiht, eine Tatsache, die erst allmähliches Vertiefen in die Bilder und gründliches Studium sicher erkennen läßt — im Gegensatz zu den späteren Stadien und den langen, verdickten Körnerfäden, welche auch das ungeübte Auge unschwer erkennen wird — da beginnt ein gänzlich andrer Prozeß sich einzuleiten, der in Beziehung mit der Bildung von Dotterkörnern steht. Die Oocyten, an welchen sich die ersten Anzeichen davon finden, haben etwa einen größten Durchmesser von 0,06—0,09 mm, besitzen ein großes rundes oder ovales Keimbläschen, dessen Chromatin fast stets gänzlich in Nucleolen aufgespeichert ist, während ein achromatisches Kerngerüst unschwer sichtbar wird. Ihr Zellleib hat nicht mehr durchgehends gleichartigen Charakter in seinem Aussehen, denn da und dort, mit Vorliebe in der Umgebung der Kernmembran, zeigt das Ooplasma Auflockerungen; rundliche, farblose Räume von 3—6 μ Durchmesser treten auf, in ihrer Umgebung erscheinen bald neue, so konfluieren sie und bekommen allmählich eine unregelmäßigere, durch Kreislinien begrenzte Gestalt. Wie Crampton, sehe ich in diesem Vorgang eine Auflockerung, Vacuolisierung des Protoplasmas. Eine bestimmte Lokalisation für den Beginn dieses Prozesses, wie er ihn in seiner kappenförmig dem Kern aufsitzenden Dottermatrix sah, konnte ich niemals beobachten. Nur in wenigen Bildern fanden sich derartige Vacuolen gleich von Anfang an auch in der Zellperipherie oder der intermediären Zone des Zellleibes.

Wahrscheinlich nur um eine geringe Spanne Zeit älter sind die Bilder, wo in den bisher klaren, hellen Vacuolen zartgrüne (Safranin-Lichtgrünfärbung) Niederschläge mit verschwommenen Rändern und weit mehr zartflockiger, als rundlicher Gestalt (es ließ sich dies auf Fig. 22 bei der angewandten Vergrößerung nur ganz ungenügend zur Darstellung bringen) auftreten, wohl Gerinnungsbilder eines in vivo flüssigen Stoffes, der sich durch seine Färbung mit großer Wahrscheinlichkeit als ein Vitellin dokumentiert. Sehr eigenartig ist es, daß diese zentrale Dotterbildung — von der wir ja bisher einzig und allein sprachen — damit zunächst ihren Höhepunkt erreicht hat, ja daß bei wieder etwas älteren Oocyten es sehr oft nicht mehr gelingt, etwas von Vacuolen oder feinsten Dotterflocken

in der Umgebung des Keimbläschens nachzuweisen. Diese Beobachtungen habe ich an einer ziemlich beträchtlichen Zahl von Einzelfällen anstellen können, somit scheint es mir, trotz der seltenen Ausnahmefälle, wo die ersten Dottervacuolen sich mehr unregelmäßig im Ooplasma oder gar hauptsächlich im peripheren Teil desselben fanden, berechtigt, von einer zentralen Dotterbildung zu sprechen. Sehr eigentümlich ist es, daß dieser Prozeß nur sehr kurze Zeit zu verfolgen ist und hernach scheinbar wieder rückschreitet. Dieser Befund läßt sich aber auch eventuell so deuten, daß die ersten Dotterniederschläge durch Bewegung des Protoplasmas verschoben werden, deshalb an der alten Stelle nicht mehr aufzufinden sind und sich später als periphere Niederschläge erkennen lassen. Immerhin möchte ich diese Möglichkeit nur mit großem Vorbehalt zugeben. Eher scheint es mir berechtigt, den Stillstand des zentralen Prozesses (vielleicht sogar Rückschritt) etwa so aufzufassen, daß gegen das Zentrum der Zelle hin es an den zum Dotteraufbau nötigen Stoffen eher fehlt, als an der Peripherie. Damit wird diese erste, nur wenig ergiebige, bald wieder aussetzende Dotterbildung vielleicht, da sie in der Umgebung des Kernes einsetzt, in eine gewisse Relation zu diesem gebracht werden können. Diese Frage soll weiter unten ventiliert werden. Daß es mir gelang, die zentrale, wenn auch nur minimale und eigentlich nur eingeleitete, sehr bald aussetzende Dotterbildung zu erkennen, ist nur der ungemein günstigen Safranin-Lichtgrünfärbungsmethode zu danken, welche im Gegensatz zu den roten Chondriomiten selbst die kleinsten Dottermengen zartgrün tingierte, dieweil eine Färbung mit Eosin oder andern Plasmafarben diese zartesten Anfänge von Dotterniederschlägen nicht zur Darstellung brachte.

Weit ergiebiger und auffälliger ist die sehr bald nach diesem zentralen Anlauf einsetzende periphere Dotterbildung. Ein auffälliges Vacuolisieren des Ooplasmas geht ihr meist nicht voran. Der Beginn des Prozesses wird, wie vorhin bei der zentralen Dotterbildung, wo er im Auftreten typischer Vacuolen deutlicher ausgeprägt erschien, im Auftreten zarter sich färbender Protoplasmapartien, welche von den zarten Chondriomiten ausgesperrt erscheinen, erkenntlich. Sehr bald treten dann unregelmäßige Dotterflocken in diesen in vivo wohl verflüssigten Ooplasmapartien auf, auch hier zunächst nur durch einen grünlichen Schimmer erkenntlich. Doch dauert dieses Stadium nur ganz kurze Zeit, statt der unregelmäßigen Flocken bilden sich dunklere grüne Kugeln. Diese sind erst klein, wachsen dann aber

heran und finden sich meist, wie es Fig. 23 darstellt, häufchenweise beieinander und insgesamt von einem hellen Hof umgeben. Erst außerhalb des letzteren sind zu dieser Zeit Chondriomiten zu finden.

3. Periode. Die reichliche Dotterproduktion.

Fortlaufend nimmt das Eichen an Größe zu, ein Wachstum das allem Anschein nach Kern und protoplasmatischen Zellleib in ungefähr gleichem Maße betrifft, und gleichzeitig steigt sein Gehalt an Dotterkugeln. Dieser Prozeß der Dottervermehrung verläuft in einem beschleunigten Tempo, denn es fällt außerordentlich schwer zahlreiche Bilder, wie sie etwa Fig. 24 oder 25 zeigen, zu finden, während es wenig Mühe bereitet, jüngere resp. ältere Oocyten mit den entsprechenden Phasen an Dottergehalt zu erkennen. Die Veränderungen, die sich zur Zeit dieses reichlichen Dotterzuwachses neben den Dotterniederschlägen selber erkennen lassen, betreffen in erster Linie die Chondriomiten, deren Verhalten noch genauer geschildert werden muß. Wir verließen sie, nachdem, zu Ende der ersten Periode, aus den feinen Cytosomen kurze, feinste Körnchenreihen (Chondriomiten) entstanden waren (Fig. 6 *a*, 7, 22), die in eine homogene Grundmasse, das Ooplasma im engeren Sinn, eingebettet erschienen. Schon Fig. 23 beweist, daß diese safraninophilen Fädchengebilde an Länge zugenommen haben (es haben sich mehrere der primären Körnchenreihen aneinandergelegt) und gegen den Kern hin sich in etwas dichterer Anordnung als gegen die Zellperipherie zeigen, doch wird erst Fig. 24, die als ein charakteristisches Bild dieser Periode gelten kann, diese Wandlungen ganz verständlich machen. Die genannte Figur stellt eine Oocyte von 0,13 auf 0,09 mm Durchmesser auf einem genauen Medianschnitt dar. An der Zellperipherie ist schon reichlicher Dotter vorhanden, dessen einzelne Elemente nicht mehr (wie auf Fig. 23) grüppchenweise, sondern ziemlich regellos aber jedes für sich isoliert gelagert erscheinen, und eine gewisse Änderung in ihrem chemischen Charakter dadurch dokumentieren, daß sich eine Anzahl von ihnen mit Osmiumsäure schwärzt (Fig. 24). Das ovale Keimbläschen liegt nicht ganz in zentraler Lage, und ist zu mindestens zwei Drittel seines Umfanges, auf zahlreichen andern Bildern gänzlich von einer dotterfreien Zone umgeben, welche durch ihren bräunlichen Ton und die eigenartige Streifung schon bei schwachen Vergrößerungen auffällt. Wendet man stärkere optische Systeme an, so ergibt sich, daß in ein ziemlich helles, feinst granuliertes Plasma, längere Fädchen von braunroter Farbe und wechselnder,

vielfach leicht geschwungener Form eingebettet erscheinen. Um den Kern zeigen sie mit Vorliebe konzentrische Lagerung, nach außen hin wird ihre Verlaufsrichtung mehr regellos, sie dringen zwischen den Dotterkugeln ein und lassen sich bis gegen das Chorion im Ooplasma verfolgen. Hier und da gewann ich den Eindruck, als wenn eine bestimmte Grundrichtung den Chondriomiten in ihrem Verlauf zukäme und als wenn dieselbe in der Richtung der Eiachse, der zu dieser Epoche ja fast regelmäßig ellipsoiden Oocyten gegeben wäre. Es ist klar, daß dann ein medianer Längsschnitt (Fig. 24) die Fädchen in ihrer Verlaufsebene enthalten, ein Quer- oder Schrägschnitt — und dafür halte ich Fig. 25 — dieselben mehr quer treffen müßte. Die beiden Figuren stellen in ihrem Alter wohl nur wenig differente Stadien dar und gewähren doch so verschiedene Bilder, sei es in der Verteilung der Dotterelemente oder in der der Chondriomiten, die auf Fig. 25 nur als ganz kurze Gebilde erscheinen. Dafür ist hier besonders deutlich zu sehen, wie sie sich zwischen die einzelnen Dotterkugeln eingeschoben haben. Ein kardinaler Unterschied zwischen den beiden Bildern besteht nicht und die mehr diffuse Verteilung der Dotterelemente repräsentiert, wie mir scheint, ein vereinzeltes Verhalten. Die Dotterbildung selbst ist meist in den äußersten Eipartien am reichlichsten, es erscheinen zwischen den schon vorhandenen und durch Anlagerung neuer Stoffe offenbar allmählich wachsenden Dotterkugeln wieder glasigere Stellen im Ooplasma, bald findet sich ein grünes Körnchen darin und dieweil sich außen um die aufgehellte Ooplasmapartie benachbarte Chondriomiten herumlegen, wächst dieses zu einer größeren, immer deutlicher und rundlicher werdenden Dotterkugel heran, wobei das glasige Dotterbett an Masse abnimmt. Eine bestimmte Größe überschreiten die einzelnen Dotterkugeln niemals, im übrigen scheint dieselbe aber nicht bei allen Eiern genau dieselbe zu sein, sondern unbeträchtlich schwanken zu können. Die Zahl der Dotterkörper aber vergrößert sich fortwährend, die dotterfreie, chondriomitenreiche Partie nimmt rapid ab und es resultieren Bilder, wie Fig. 26 eines darstellt, wo nur an der einen Seite des Kernes, spitzkappen- oder halbmondförmig ein fremdartiges Gebilde aufsitzt, im übrigen der ganze Zellleib mit Dottermassen erfüllt ist. Ich kann auch diese Wandlungen an Hand genauester und zahlreicher Beobachtungen hier schildern und möchte dabei auf die mit sehr starken Vergrößerungen gezeichneten Fig. 10—13 verweisen. Besonderes Interesse müssen uns stets die Eipartien gewähren, wo an der Grenze von dotterfreier

und dotterhaltiger Zone neue Dotterbildung zu erwarten ist. Darüber orientiert uns Fig. 10 und die nur ein Detail desselben Schnittes in größerem Maßstab wiedergebende Fig. 11. In dem leicht getönten Ooplasma erscheinen scheinbar vollständig homogene Fädchen, die sich bei ausgiebigem Gebrauch der Mikrometerschraube als recht lange Gebilde (Fig. 12) erkennen lassen. Sieht man sie sich mit stärkeren Okularen genauer an, so wird es ersichtlich, daß ihre Konturen nicht scharf, sondern eigentümlich unregelmäßig erscheinen (Fig. 12), ein Zustand, der sehr für ihre Genese aus einzelnen Körnchen (Mitochondrien) spricht. Öfters fallen rechts und links von jedem der braunroten Fäden helle Säume auf (Fig. 11), die ich für Alveolarsäume halten möchte. Möglich auch, daß sie ein rein optisches Symptom darstellen. Mehr nach außen, vom Keimbläschen peripherwärts, lassen sich die bald kleineren, bald größeren Dotterelemente (teils Schnittbilder, teils verschiedene Altersstadien), zwischen ihnen wieder jenes leichtgetönte, aber im übrigen strukturlose Cytoplasma und eine Anzahl schön geschwungener Chondriomiten erkennen, die mit den Dotterkörpern nie in direkten Kontakt treten, durch ihre Lagerung aber doch ihre Bedeutung für den Prozeß der Dotterbildung erkennen lassen. Untersuchen wir endlich eine ganz periphere Partie des Eichens, so werden wir dort nur schön runde große Dotterkugeln eingelassen in das mehrfach beschriebene homogene Ooplasma finden und in dem letzteren da und dort braunrote Körnchen, meist in Häufchen oder Reihen gelagert, antreffen. Daß diese nichts andres als wieder in ihre Elemente zerfallene Chondriomiten (jetzt also Mitochondrien zu nennen) darstellen, werden wir bei der Schilderung der Prozesse der vierten Periode alsbald kennen lernen.

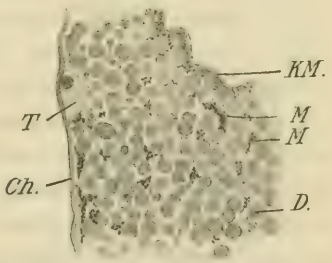
Noch sei auf eine Veränderung in der Färbbarkeit der Fädchengebilde hingewiesen. In der ersten und zweiten Periode fanden wir sie als schön safraninophile, rein rote Körnchen oder Fädchen, in der dritten Periode (Fig. 24, 25, 26) haben sie einen mehr braunroten Ton angenommen und sind, anscheinend weil sie durch Anlagerung aneinander länger und breiter wurden, trotzdem viel auffälliger und deutlicher sichtbar geworden. Das kann vielleicht auf eine Änderung ihrer chemischen oder physikalischen Zusammensetzung hindeuten, es kann aber auch vielleicht nur deshalb so erscheinen, weil das etwas homogener gewordene Ooplasma und das durchscheinende Grün benachbarter Dotterelemente eine Mischfarbe resultieren läßt. Daran zu zweifeln, daß diese Chondriomiten mit den

früher beschriebenen chromatophilen Körnchen und feinsten Fädchen identisch sind und nur ein Umwandlungsprodukt derselben darstellen, liegt kein Anlaß vor.

4. Periode. Der Zerfall der Chondriomiten und der Bau des ausgewachsenen Ovarialeies.

Was sich schon in der vorigen Periode in den peripheren Eipartien nachweisen ließ, ein Zerfall der Chondriomiten in ihre Elementarkörnchen, in rücklaufender Reihenfolge also derselbe Prozeß, welchen wir in der ersten, zweiten und dritten Periode verfolgen konnten, betrifft nunmehr die Chondriomiten auch in der Umgebung des Keimbläschens. Durch immer neue, reichliche Dotterproduktion, fortschreitend von der Peripherie gegen das Keimbläschen hin, sind diese Körnerfäden peripher immer mehr unterdrückt worden, so daß sie nur noch in der Nachbarschaft des Kernes in größeren Ansammlungen existieren (Fig. 13), sehen bei schwächeren Vergrößerungen anscheinend noch homogen aus, lassen aber bei stärkeren doch schon das erkennen, was wir als einen körnigen Zerfall bezeichnen müssen (Fig. 14) und indem die einzelnen Körnchen immer mehr auseinanderweichen, wird schließlich das Bild immer deutlicher (Fig. 15), bis sich zuletzt außerhalb der Kernmembran nur noch Ansammlungen basophiler Körnchen (Fig. 27) erkennen lassen. Auch all die einzelnen Chondriomiten, die wir zwischen den Dotterelementen im ganzen Ooplasma liegend fanden, haben diesen körnigen Zerfall erlitten, und in den Straßen der Plasmagrundsubstanz, die überall zwischen den Dotterelementen sich nachweisen läßt, sind diese Körnchen aufzufinden, öfters häufchenweise, so daß schwächere Vergrößerungen dreizipflige oder unregelmäßig gestaltete, gefärbte Gebilde erkennen lassen. Textfig. 5 sucht dieses Verhalten so gut wie möglich darzustellen. Alles spricht dafür, daß diese Erscheinungsform die Folge einer Anlagerung der basophilen Körnchen an die Wände und Knotenpunkte der sekundären Plasmavacuolen (Wilson, 99) darstellt.

Fig. 5.



Partie aus dem Ooplasma einer annähernd reifen Oocyte mit exzentrisch gelagertem Kern. Carmin-Bleu de Lyon-Färbung. Vergr. etwa 500fach.

T Testazelle; *Ch* Chorion; *KM* Kernmembran; *M* Mitochondrienhäufchen; *D* Dotterkugeln.

Mit Ablauf dieser Wandlungen hat das Ovarialei seine definitive Größe erreicht, und in diesem Zustand ist es im Eileiter leicht aufzufinden. Es besteht also aus einem protoplasmatischen Wabenwerk mit eingestreuten großen Dotterkugeln und mit Anlagerungen basophiler Körnchen (Cytosomen, Mitochondrien), welche besonders in der direkten Nachbarschaft des Kernes bald einen dunkleren Halbmond, bald eine kegelförmige Kappe in ihrer äußeren Begrenzung darstellend, sich in reichlicher Menge auffinden lassen und, wie ich nicht bezweifle, von mehr als einem Untersucher gesehen und als Dotterkern beschrieben wurden.

Zusammenfassung der Beobachtungen über das Verhalten des Ooplasmas und die Dotterbildung.

1. Periode. Das Ooplasma jüngster Oocyten ist homogen, sehr bald aber treten darin grobschollige Cytosomen auf, die sich mit Kernfarben intensiv färben, später in feinere Körnchen zerfallen und sich zu feinsten, kurzen Fädchen aneinanderreihen.
2. Periode. Haben die Oocyten einen größten Durchmesser von 60—90 μ erreicht, dann setzt eine Vacuolisierung des Plasmas in der Umgebung des Keimbläschens ein und in einzelnen dieser Vacuolen erscheinen die ersten deutlichen Niederschläge von Dottermassen. Damit hat die zentrale Dotterbildung ihren Höhepunkt erreicht, sie zessiert und offenbar bilden sich die erwähnten Erscheinungen bei weiterem Wachstum in den meisten Fällen wieder zurück. Dafür setzt nun eine periphere Dotterbildung ein. An einzelnen Partien des peripheren Ooplasmas weichen die kurzen feinen Chondriomiten zurück, es tritt eine glasige, kugelige Masse auf und in ihr erscheint bald der erste Dotter in Form eines oder mehrerer Tröpfchen.
3. Periode. Die vorhandenen Dotterkügelchen wachsen durch Apposition und zwischen ihnen treten neue, kleinere auf, die ebenfalls größer werden. In einer dotterfreien Zone um den Kern herum haben sich die kleinen Chondriomiten zu größeren, stärkeren Fäden zusammengelegt, bilden eine fädige Hülle um die Kernmembran und ziehen bis gegen das Chorion zwischen den Dotterelementen durch das Ooplasma.
4. Periode. Das ganze Ooplasma ist nun mit Dotterelementen erfüllt, nur in der Umgegend des Kernes sind noch kleinere,

dotterfreie Partien und in ihnen finden sich die zusammengedrängten Chondriomiten. Diese erleiden nunmehr nach Abschluß der Dotterbildung, ebenso wie die oben erwähnten Fädchen, welche zwischen den einzelnen Dotterkugeln gelagert waren, einen körnigen Zerfall, der sehr bald in nichts mehr an Fädchenbildungen erinnert. Im erwachsenen Ovarialei endlich findet sich das ursprüngliche Ooplasma in Gestalt heller Straßen zwischen den Dotterniederschlägen, ihm sind da und dort einzelne oder gehäufte Mitochondrien angelagert. Die letzteren bilden gar nicht selten auch an der Außenseite der Kernmembran stärkere Ansammlungen.

c. Ergebnisse der Beobachtungen und Folgerungen.

Mit Absicht habe ich von den Beobachtungen, die ich am reifenden Cynthienovarialei machen konnte, bisher nur eine rein beschreibende, genaue Schilderung gegeben. Es erübrigt mir nunmehr, die Beobachtungen mit unsern bisherigen Erfahrungen zu vergleichen, das Wesentliche an den Vorgängen herauszuschälen und womöglich zu deuten.

Dabei werden sich zwei Fragen in den Vordergrund stellen, die eine nach dem Wesen und der Bedeutung der »safraninophilen Substanz« im Ooplasma — ich wähle hier mit Absicht eine so allgemein gehaltene Bezeichnung um bei einer späteren Deutung möglichst vielseitige Beziehungen ventilieren zu können — die andre darüber, ob zwischen der eben genannten Substanz und der Dotterbildung eine Relation besteht und wie diese eventuell aufzufassen sei.

Die eingangs gegebene Übersicht über die Ergebnisse früherer Untersuchungen an Ascidienmaterial hat uns manche Beobachtungen vermittelt, welche mit den unsrigen sehr wohl in Einklang zu bringen sind. Wir fanden, daß fast allen Untersuchern jene eigenartige basophile (safraninophile) Körnchensubstanz aufgefallen war, daß Floderus dieselbe in späteren Stadien als hämatoxylinophiles Netz »einer körnigen oder fast fadenähnlichen Substanz« zwischen den Dotterkörnern wieder erwähnt[1], wir erinnern uns, daß von Davidoff nach Abschluß der Dotterbildung um den Kern und aus diesem ein eigenartiges körniges »Ergoplasma« entstehen sah, welches durch aktive Wanderung sich zwischen den Dotterkugeln verbreitete und

[1] Auch Julin 93a soll nach Floderus ähnliches gesehen haben. Ich konnte die Originalarbeit leider nicht erhalten.

schließlich das ganze Ei als feines Netzwerk durchsetzte. Alle diese Angaben klingen in gewissem Grade an unsre oben geschilderten Beobachtungen an; ob aber die Deutung derselben auch im Sinne jener Autoren ausfallen muß, ist eine andre Frage.

Wesentlich neu erscheint mir der soeben durchgeführte Versuch, die safraninophile Substanz des Ooplasmas in all ihren Wandlungen beim Wachstum des Eies zu verfolgen. Dabei ergaben sich eigentümliche, synchronische Beziehungen zur Dotterbildung. Wenn die Körnchensubstanz für jene Forscher ein temporärer, offenbar unwesentlicher Zellbestandteil war, so ist sie für mich ein dauerndes Organ der Ascidienei zelle und da ihre Struktur zu manchen Zeiten an entsprechende körnige Bestandteile andrer Gewebselemente erinnert, wird es sich bei der Frage nach ihrer Natur und Bedeutung lohnen, auf möglichst weiter Basis vorzugehen.

Körnige Bestandteile im Cytoplasma sind seit der Entdeckung der tierischen Zelle beschrieben worden, aber bis heute ist es uns nicht gelungen, über die verschiedene Genese und Bedeutung dieser nicht gleichartigen Elemente volle Klarheit zu erlangen. Je nach der Wertschätzung, welche man dieser oder jener Protoplasmatheorie zuteil werden ließ, wurde ihnen eine geringere oder bedeutendere Rolle zugeschrieben. Erst elektive Färbungsmethoden haben uns dazu gebracht, den verschiedenen morphologischen Wert der Granula- oder Körnchengebilde mit zunehmender Sicherheit zu erkennen. Durch Ehrlichs Forschungen wurde das Gebiet der Sekretgranulationen mehr und mehr erschlossen, Bendas und Prenants Verdienst ist es, den Zellmikrosomen, soweit sie keine Sekretionserscheinungen darstellen, größere Aufmerksamkeit geschenkt zu haben, und ihre Beobachtungen lassen wenigstens einen gemeinsamen Schluß zu, daß wir in jenen weder Kunstprodukte noch akzidentelle Erscheinungen, sondern mit allergrößter Wahrscheinlichkeit ein Primitivorgan der Zelle vor uns haben, das »für mannigfache funktionelle Differenzierungen des Zellleibes, besonders auch für motorische Organe, das Bildungsmaterial liefert«[1] (Benda, 99, S. 7). Von gar vielen Autoren sind diese Körnelungen gesehen worden »wir werden nicht fehlgehen, wenn wir in ihnen die Mikrosomen van Benedens, M. Heidenhains und von Kostaneckis die Plasmosomen Arnolds, besonders auch die Zone corticale der Attraktionssphäre E. van Benedens wiederfinden« (Benda, 99, S. 5)

[1] Im Original nicht gesperrt gedruckt.

und eine weitgehende Übereinstimmung mit dem Ergastoplasma Buins, Garniers, Prenants steht außer Frage. Wenn trotz dieser zahlreichen verschiedenen Bezeichnungen für dieselben Gebilde (es käme noch der Name Cytosomen, den Prenant anwendet, und wohl auch R. Hertwigs Chromidialsubstanz hinzu) Benda die Nomenklatur durch weitere Namengebungen bereichert, so hat er es, das sei unumwunden anerkannt, nur auf Grund exakter Methodik getan. — Gerade um Klärung zu schaffen, hat er eine elektive Färbungsmethode ausgebildet und definiert nun alles, was diese durch spezifische Färbung darstellt, als Mitochondria, die einzelnen Fadenkörnchen als Mitochondrien, die aus ihnen entstehenden Körnerfäden als Chondriomiten. Die Namen sind recht günstige; wenn wir sie aber nur auf die Gebilde anwenden wollten, welche durch die Bendasche Tinktionsmethode tatsächlich als solche erkannt wurden, würden wir der Wissenschaft wohl kaum einen sehr großen Dienst tun. Die Methode Bendas ist eine sehr umständliche und teilweise unberechenbare, das Vorkommen der Mitochondria ein sehr allgemeines, ihre Erkennung durch einfachere technische Eingriffe, wie Benda selbst sagt, sehr häufig möglich — kurzum, wir werden zu dem Schluß geführt, daß Bendas technisches Vorgehen zwar in allen zweifelhaften, zweideutigen Fällen als ausschlaggebendes Moment in Frage kommt, Bendas Namengebung aber auch dort angewandt werden darf und muß, wo uns Vergleichsmomente zu gut fundierten Schlüssen berechtigen.

Diesen Schluß möchte ich, nachdem auch andre Autoren in gleicher Lage so vorgingen, unbedenklich für die safraninophile Substanz des Cynthieneies ziehen. Wenn auch die Forschungen Bendas, Meves (00) u. a. sich in allererster Linie auf die Mitochondria in den männlichen Sexualzellen beziehen, so hat ersterer Autor doch selber mehrfach dieselbe Substanz in Wirbeltiereiern nachweisen können und sagt an andrer Stelle: »ich zweifle nicht, daß der größte Teil der bei Echinodermen, bei Nematodeneiern bekannten Körnungen, die an diesen Objekten teils ohne besondere Färbung (van Beneden), teils mit Eisenhämatoxylin (so besonders von Kostanecki) als Mikrosomen bereits beschrieben wurden, mit der Mitochondria identisch sind«. Auch Prenant zählt eine Reihe von Arbeiten auf, welche in Oocyten ergastoplasmatische Bildungen — und es ist wohl kein Zweifel, daß in diesem Fall der Ausdruck Ergastoplasma dasselbe aussagt wie Bendas Mitochondria — nachweisen konnten. Was mir aber die Zugehörigkeit der basophilen Körnchen und Fädchen zur

Mitochondria oder dem Ergastoplasma beweist, das ist die charakteristische Erscheinungsform, die Wandlungen der Körnchen zu Körnerfäden und deren Zerfall zu Elementarkörnchen. In auffälliger Weise erinnert diese an die Genese des Spiralfadens im Wirbeltierspermium und ähnliche Beobachtungen an Hodenzellen und Spermatozoen.

So glaube ich, daß ich auch ohne den Nachweis mit der Benda'schen Elektivmethode — die ich an dem anders konservierten Material leider nicht anwenden konnte — die Zugehörigkeit der safraninophilen Substanz zur Mitochondria behaupten darf. Dagegen sage ich mir selber, daß ohne die Spezialfärbungsmethode der innere Zusammenhang der Chondriomiten und Mitochondrien mit etwa präexistenten Plasmastrukturen, etwa der Filarmasse oder dem Wabenwerk nicht aufzudecken ist — daß also dieser Teil meiner Untersuchung lückenhaft bleibt. —

Ist die Zugehörigkeit zur Mitochondria entschieden, dann kann es uns durch vergleichende Betrachtung vielleicht möglich sein, etwas über die Bedeutung und Aufgabe dieser Substanz im Ooplasma zu erfahren. Haben Bendas Spermienuntersuchungen diesen dazu geführt, in der chondriogenen Hülle, deren Bau und Anordnung übrigens innerhalb der einzelnen Tierklassen sehr verschieden gestaltet sein kann, vor allem ein motorisches Organ zu sehen, so ist Prenant weitergegangen, indem dessen Ergastoplasma bei der Histiogenese zahlreicher funktioneller Zellstrukturen der verschiedensten Art den wesentlichen Faktor ausmachen soll. Für ihn stellen die mit Farblösungen tingierbaren Fädchengebilde, welche in Spermatocyten als Archoplasmaschleifen und Nebenkern, in jungen Knorpel- und tätigen Drüsenzellen (Basalfilamente, fibres cytoplasmique) gefunden wurden, den stärksten Grad von Plasmadifferenzierung dar. Man wird mir, denke ich, zugeben, daß die Chondriomiten im Cynthienei ganz außerordentlich an die erwähnten Fädchengebilde in Drüsenzellen erinnern. Ähnliche mit Kernfarben tingierbare Fadenbildungen in Oocyten haben übrigens schon mehrere Forscher gesehen. Mead (97) beschreibt derartige um das Keimbläschen sich anschmiegende, nach außen mehr irregulär verlaufende Fäden vom Ei einer Annelide (*Choetopterus pergamentaceus*). Seine Abbildung ist leider recht schematisiert; immerhin kann man aus ihr und dem begleitenden Text entnehmen, daß diese Körnerfäden gegen die Eiperipherie in ein feinkörniges Plasmanetzwerk (offenbar so zu verstehen, daß sich feinkörnige Gebilde an ein achromatisches Plasmagerüst anlagern) sich fortsetzen. Mead hält die Fäden für vorübergehende Bildungen und leitet aus

ihnen resp. dem chromatischen Plasmanetzwerk die Astrosphären und Centrosomen ab. Giardina (01) hat ähnliches gesehen. Zahlreiche feine safraninophile Fädchen erfüllen das Ooplasma der Ei- und Nährzellen von *Dytiscus*, bilden um das Keimbläschen ein dichtes Geflecht und lösen sich gegen die Eiperipherie mehr und mehr auf. Es ist interessant, daß dieser Zustand sich gleichzeitig mit einem außerordentlichen Chromatinmangel im Keimbläschen und mit einer selbst morphologisch sehr deutlich nachweisbaren, reichlichen Nahrungszufuhr von den Nährzellen zu den Oocyten findet (vgl. insbesondere Fig. 77—81). Über die Natur dieser Gebilde äußert sich Giardina nur sehr reserviert, betont, daß er niemals den Austritt chromatischer Bestandteile aus dem Kern ins Ooplasma gesehen habe, daß man aber vielleicht an einen Austritt gelösten Chromatins denken könne. Während er somit diese Frage offen läßt, glaubt Lubosch (02) sich zu dem Schluß berechtigt, daß die Safraninophilie des Ooplasmas durch Übertritt des Chromatins der Nährzellenkerne in die Eizellen sich ungezwungen und deutlich erklären lasse. Ich muß demgegenüber betonen, daß weder die Figuren noch die Angaben Giardinas für diese Folgerung irgendwelche Anhaltspunkte abgeben können, vielmehr alles dafür spricht, daß auch hier es sich um eine Differenzierung des Ooplasmas selber handelt. Und bemerkenswert vor allem ist es, daß diese Differenzierung gerade zu der Zeit eingetreten ist, wo ein besonders reichlicher Nahrungszustrom erfolgt und jedenfalls eine außerordentliche Aktivität des Ooplasmas besteht (vgl. auch Korschelt (91) über diese Verhältnisse bei *Dytiscus*). Wie in den Drüsenzellen eine erhöhte Tätigkeit des Protoplasmas sich in deren Auftreten von Fädchengebilden bemerklich macht und mit Abnahme der Sekretionsvorgänge deren Zahl wieder abnimmt, so müssen wir meines Erachtens aus dem Auftreten von Fädchengebilden in Oocyten unbedingt Rückschlüsse auf die Aktivität des Ooplasmas ziehen. Daß wir einen Zustand erhöhter Tätigkeit mit Recht annehmen können, das geben vor allem auch die zeitlichen Zusammenhänge zwischen den Umwandlungsformen der Fadenkörnchen und den Vorgängen der Dotterbildung an die Hand. Wir sahen die Mitochondrien sich reichlich vermehren, bevor jegliche Erscheinungen von Dotterbildung zu konstatieren waren, wir sahen sie mit dem Auftreten von Dotterelementen zu immer längeren Chondriomiten zusammentreten, mit der Dotterzunahme in den peripheren Eipartien, wo offenbar die Dotterbildung ihren Höhenpunkt erreichte, körnig zerfallen, in der zentraleren, dotterfreien Zone noch zahlreich

auftreten, bis auch dort nach Beendung der Dotterbildung schließlich der Zerfall in die Elementarkörnchen einsetzte. Diese Tatsachen machen es wahrscheinlich, daß die Mitochondrien von Einfluß auf die Dotterbildung sein dürften. Wie man sich aber diese Wirkung vorzustellen haben wird, das wird vorerst nur vermutungsweise ausgesprochen werden können. Wir müssen festhalten, daß der Dotter stets eine Bildung des Protoplasmas im Eichen selber darstellt, daß aber die Zufuhr von Nährstoffen von außen her — in unserm Fall von seiten oder durch das Mittel der Follikelzellen — die wichtigste Vorbedingung zur Dotterbildung ist. Noch bis vor kurzem herrschte die Anschauung, daß der Prozeß der Assimilation der Nährstoffe und der Bildung von Dotterelementen (zum mindesten wenigstens der letztere) unter direktem Einfluß des Keimbläschens und weitgehender Beteiligung seines Chromatins vor sich gehe. Gewiegte Autoren wie Born haben die Phase des Keimbläschenstadiums geradezu als gesteigertes Stadium der Kernruhe zum Zweck der Dotterbildung im Eileib erklärt. Die natürliche Folge dieser Auffassung war die Annahme einer Abgabe nucleinhaltiger Kernbestandteile an das Cytoplasma. Man wollte diese in austretenden Nucleolen sehen, man erklärte die basophilen Körnchenbestandteile des Ooplasmas als Produkte des Kernes, als Chromatinteilchen, welche in gelöster Form den Kern verlassen und sich nachher im Cytoplasma wieder organisiert hätten, man kam dazu, in den sogenannten Dotterkernen, die sicher ganz verschiedenartige Bildungen darstellen, Elemente zu sehen, die dem Kern entstammen sollten — und heute kann man ruhig sagen, daß der größte Teil aller dieser Annahmen und Folgerungen direkt widerlegt worden ist, daß vielleicht vereinzelt Austritte von Kernbestandteilen vorkommen, ein regelmäßiger Vorgang dieser Art aber nicht besteht, und wir aus all den oben zitierten (und zum Teil auch durchaus glaubwürdigen) Beobachtungen, wie Lubosch (02, S. 774) es ausspricht, nichts andres schließen können, als »daß lebhafte Stoffwechselvorgänge zwischen Keimbläschen und Eileib sich wechselweise vollziehen«.

Wenn somit Lubosch, gestützt auf diese negativen Erfahrungen und andrerseits auf die Tatsachen, welche ihm geradezu eine aktive Tätigkeit des Keimbläschens bei der Dotterbildung auszuschließen schienen — wie die meist periphere Entstehung der ersten Dotterelemente und die Inkongruenz zwischen dem Zustand des Kernes und dem Grade der Dotterbildung —, 1902 (a) dazu kam, die Dotterbildung als einen vom Kern ziemlich unabhängigen Prozeß zu be-

zeichnen, den Kern selber als ernährungsbedürftig zu erklären und das Keimbläschenstadium als eine »Anpassung an veränderte biologische Momente seiner Umgebung, zum Schutze, zur Erhaltung und zur Ernährung seiner Erbmasse« zu definieren (02 b, S. 775), so zog er damit nur die notwendige Konsequenz aus den bisherigen Forschungen, welche eben das Gegenteil nicht beweisen konnten. Man muß zugeben, daß eine Reihe von Tatsachen bei näherer Überlegung sehr für Luboschis Auffassung, die übrigens in der älteren Literatur wenn auch nicht direkt ausgesprochen so doch in umschriebener Form schon zu finden ist, zu sprechen scheint — wir werden bei Besprechung des Keimbläschens von *Cynthia* sehen, daß auch hier eine zeitliche Koinzidenz zwischen dem sogenannten Synapsisstadium und der Dotterbildung nicht immer besteht —, sie ist wahrscheinlicher geworden, dadurch, daß unabhängig und kurz vor ihm Lécaillon (01) zu ähnlichen Resultaten gelangte, und hat endlich eine mächtige Stütze durch die ungemein interessanten Angaben R. Hertwigs (02) über die Kernplasmarelation im allgemeinen erhalten. Der von diesem Forscher erbrachte Nachweis von chromatinähnlichen Substanzen (Chromidialsubstanz) im Zellleib von Protozoen und die gut fundierte Folgerung, daß auch im Metazoenprotoplasma chromatische Brocken enthalten sein müßten, erwiesen sich als bedeutungsvoll. Er selbst sprach als solche chromatinähnliche Substanzen die basophilen Körnchen in tierischen Eizellen direkt an und seine Anschauungen gipfeln in den Sätzen: »Es kann kein Zweifel bestehen, daß das Chromatin aus dem Protoplasma stammt«. »Wir kommen mit den geäußerten Vermutungen zu einer bestimmten Vorstellung von den zwischen Kern und Protoplasma bestehenden Wechselwirkungen. Wir können dieselben so fassen, daß unter der Einwirkung des Kernes Teilchen vom Protoplasma abgespalten werden. In der Fortpflanzungszeit der Zellen werden diese Teilchen dem Kern zugeführt und dienen zu seiner Ernährung, zur Vermehrung seines Chromatins. Es ist aber höchst wahrscheinlich, daß derselbe Spaltungsprozeß auch bei allen formativen Leistungen der Zelle eintritt, wenn Verdauungssäfte oder histologische Differenzierungen gebildet und Schäden oder Defekte ausgebessert werden sollen.«

Wenn wir nun bedenken, daß das genauere Studium der Mitochondria Beziehungen zu dieser chromatinähnlichen Substanz — vielleicht würde man sie am besten im Gegensatz zum Karyochromatin als Plasmachromatin bezeichnen, wobei beide Ausdrücke natürlich nur morphologische oder topographische Relationen, nicht chemische

Eigenarten ausdrücken — ergeben hat, daß sie Benda (99) im Protozoenzellleib nachweisen konnte, daß er beim Studium in Mitose begriffener Spermatocyten der Coleoptere *Blaps* sogar deutliche Zeichen einer Sondermitose der Mitochondria (Benda, 03, Taf. I Fig. 4) fand, daß die Mitochondria ganz zweifellos bei »allen formativen Leistungen der Zelle« eine Rolle spielt — dann wird es recht naheliegend, die Mitochondria mit R. Hertwigs Chromidialsubstanz in Parallele zu setzen. Diese Auffassung kommt jedenfalls den realen Verhältnissen näher als Prenants Ableitung des »Plasma supérieur« (wozu nicht nur Ergastoplasma, sondern auch Kinoplasma und Archoplasma gerechnet werden) vom Kern direkt. Daß bei Anwendung der Bendaschen Methode die gesonderte Färbbarkeit der Mitochondria gegenüber dem Kernchromatin — mit dem sie ja sonst die meisten Farbenreaktionen gemein hat — keineswegs die geäußerte Anschauung ausschließt, ergibt sich sofort, wenn wir bedenken, daß das sogenannte Chromatin bisher trotz vieler Versuche sicherlich nicht mit einer chemisch wohl charakterisierten Substanz identifiziert werden konnte, sondern daß verschiedene Nucleïne eine Affinität zu Safranin und andern sogenannten Kernfarben aufweisen, Nucleïnsubstanzen, sogenannte Paranucleïne, aber durch Kossel (86) auch im Ooplasma nachgewiesen wurden.

So würde also die Mitochondria ein Ergastoplasma im wahren Sinne des Wortes darstellen; ihre Tätigkeit im Plasma der Drüsenzellen ist es, welche die Sekretionsvorgänge bedingt, ihr Produkt würde also auch der Dotter darstellen. Benda sah aber, so wird man mir entgegnen, in ihr bisher vor allem ein Organ motorischer Leistungen[1], wies ihre Beteiligung an den Wimperorganen und dem Spiralfaden der Spermien nach, gewiß Bildungen, die sich mit den obigen nicht vergleichen lassen. Demgegenüber sei betont, daß von Benda selber Befunde an Drüsenzellen herrühren, und daß er selber es ausspricht: »Auch die Befunde während der Mitose sowie an Drüsenzellen (Nierenepithel, Fußzellen des Hodens) stehen in keinem Widerspruch zu jener Deutung«. Auch für die Tätigkeit der Mitochondria im Ooplasma ist eine motorische Leistung a priori ganz gut anzunehmen, man darf hierbei nur nicht einen zu spezialisierten Sinn in die Worte hineinlegen. Vielleicht hat sie Beziehung zum Transport der Nährstoffe, dafür scheint mir Giardina (01) einige

[1] »Mit den motorischen Leistungen der Zelle in einem prinzipiellen Zusammenhang.« »Sitz der motorischen Kraftleistung.« Benda, 99, S. 8.

Belege erbracht zu haben, vielleicht zu den Mischungs- und Bewegungsvorgängen der Ooplasmagrundmasse, vielleicht aber auch kommt ihr eine chemische, mehr fermentative Aufgabe bei der Dotterausfällung zu — kurzum, diese Fragen sind einer Lösung noch sehr bedürftig, was wir wissen ist außerordentlich wenig und der Spekulation bleibt ein nur zu großer Spielraum. Auch die Fadenkörner selber müssen in gewissem Grade beweglich sein; daß sie sich zu Fäden ordnen, die Fäden selber bei Ansammlung der Sekrete oder Dottermassen an die Zellbasis resp. die Kernperipherie zusammenrücken — das alles spricht dafür. Aber wie im einzelnen dieser Prozeß sich abspielen dürfte, ist uns vorläufig ein vollkommenes Rätsel.

Das aber halte ich für sicher feststehend, daß die Mitochondrien des Ooplasmas, nicht wie es frühere Forscher annahmen, aus dem Kern ausgewanderte Gebilde sondern echte Differenzierungen des Plasmas, Plasmosomen im Sinne J. Arnolds, darstellen. Außer den bereits angeführten Gründen sprechen hierfür die von Benda gemachten Funde von Mitochondrien in Follikelzellen, und die schönen Chondriomiten im Corpus luteum von Säugern (Regaud und Policard, 01). Gerade diese Befunde aber zeigen meines Erachtens ziemlich deutlich, daß die Aufgabe der Mitochondria in der Eizelle keine chemische, jedenfalls keine rein chemische sein kann — sonst müßten wir eine verschiedene Qualität der einzelnen Körnchenmassen in verschieden differenzierten, wenn auch genetisch gleichwertigen Zellen annehmen — sondern zeigen, daß ihre Aufgabe wohl mehr im Sinne Bendas eine motorische sein dürfte.

Das starke Auftreten der Mitochondria bei der Dotterbildung scheint also mehr der Ausdruck einer physikalisch bedingten Plasmaorganisation als der eines chemisch bedeutsamen Körpers zu sein, und der Ausgangspunkt, der doch wohl als durch Fermentwirkung entstandenen Dotterniederschläge, bleibt vorerst ungewiß. Wir erinnern uns jetzt an die oben S. 422 beschriebene Einleitung einer zentralen Dotterbildung und es entsteht die Frage, ob diese vielleicht unter dem Einfluß des Keimbläschens zustande gekommen sein könnte, weil sie in so auffälliger Weise lokalisiert erscheint. Daran könnte man sehr wohl denken, besonders wenn man den Beobachtungen und Deutungen Haeckers[1] folgt, welcher gewisse Niederschläge im Ooplasma als Stoffwechsel-

[1] Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XLV.

produkte des Kernes betrachtet, die in gelöster Form den letzteren verlassen haben. Aber irgendwelche Beweise für eine solche Möglichkeit fehlen — ich möchte daher von einem kardinalen Unterschied der zentralen und peripheren Dotterproduktion nicht sprechen und die Frage, ob die erstere einen vom Kern direkt abhängigen Prozeß repräsentiert, offen lassen.

Überblicken wir jetzt nochmals die Resultate, welche sich uns betreff der Dotterbildung ergaben, so müssen wir das Ergebnis dahin zusammenfassen, daß von den morphologisch wohl charakterisierten Bestandteilen des Ooplasmas vermutlich ebenso wenig die Dotterbildung ausgelöst wird, wie von seiten direkter Beteiligung des Keimbläschens. So müßten wir in dem farblosen Ooplasma selber den dotterbildenden Faktor suchen. Ihn dort aufzufinden, wird vielleicht dem Physiologen eher als dem Morphologen gelingen.

Einem vorhin zitierten Satz R. Hertwigs war zu entnehmen, daß dieser Autor in den basophilen Körnchen Zellbestandteile sieht, welche in der Fortpflanzungszeit dem Kern zur Nahrung, zur Vermehrung seines Chromatingehaltes dienen. Meine Untersuchungen haben dafür keinen einzigen Anhaltspunkt ergeben, ebensowenig wie ich die Mitochondrien als solche etwa im Protoplasma allmählich untergehen und degenerieren sah. Beide Möglichkeiten bleiben aber bestehen, da es bei diesen feinen Gebilden einfach ein Ding der Unmöglichkeit ist, eine allmähliche, partielle Lösung etwa zu konstatieren. Wie sie aber Differenzierungen des Protoplasmas darstellen, so könnten sie natürlich ebensogut wieder im Plasma in Lösung gehen. Aber — das sei festgehalten — ein Überwandern von Fadenkörnern vom Plasma in den Kern, von Follikelzellen ins Ooplasma oder der Austritt von Kernbestandteilen ins Ooplasma konnte auch nicht ein einziges Mal konstatiert werden.

Verschiedene Autoren haben in Ascidieneiern Dotterkerne, Intravitellinkörper und ähnliche Gebilde beschrieben. Ich konnte solche Bildungen nicht beobachten und möchte darum hier auf das so umfassende, aber noch so völlig ungeklärte Kapitel Dotterkern nicht näher eingehen. Es wird in der vergleichenden Histologie nicht viele Abschnitte geben, die noch so wenig geklärt sind und dem so heterogene Gebilde untergeordnet werden wie gerade diesem. Bloß referierende oder rein kritische Besprechungen sind deshalb nicht am Platz — umfassende Untersuchungen an möglichst vielseitigem

Material unter Heranziehung der modernen Fixierungs- und Spezialfärbungsmethoden (z. B. Bendas Mitochondriamethode) sind hier sehr vonnöten — erst dann wird eine allmähliche Läuterung zu erwarten sein.

Vorerst aber muß die Bezeichnung Dotterkern oder Dottermatrix (resp. ähnliche) für die Gebilde reserviert bleiben, welche wenigstens in ihrem Färbungsverhalten an Kerngebilde Anklänge zeigen. Bedauerlich aber ist es, wenn dieselbe Bezeichnung ohne weiteres auch auf Gebilde, die ganz andre Farbenaffinität haben, angewandt wird. Das kann die schon vorhandene Verwirrung nur noch größer machen. So kann ich mit bestem Willen nicht einsehen, warum Crampton (99) die erste, zentrale Dotterbildung mit solchem Namen belegt. — Daß einzelne Autoren auch ähnliche Bildungen wie die Mitochondrienansammlungen auf Fig. 26 und 27 den Dotterkernen zurechneten, ist mir bei Durchsicht der Literatur mehr als einmal sehr wahrscheinlich geworden; andre wie Foot und Strobell (02) scheinen basophile Körnchen dem Archoplasma zuzuzählen, die wohl auch eher zur Mitochondria gehören.

B. Das Keimbläschen.

Die genauere Struktur des Keimbläschens zu erforschen, ist in den letzten Jahrzehnten, namentlich beeinflußt durch die Vererbungstheorien, die Aufgabe ungemein zahlreicher Forschungen gewesen. Je mehr man in das Gebiet eindrang, als um so verwickelter wurden die tatsächlichen Verhältnisse erkannt, um so vielseitiger war aber auch die Deutung. Es liegt nicht in meiner Absicht, auf diese Schlüsse und die ihnen zugrunde liegenden objektiven Befunde hier näher einzugehen, vielmehr beschränke ich meine Aufgabe bei der Schilderung des Keimbläschens für jetzt darauf, die gerade betreffs der Ascidieneier keineswegs sehr genauen und vollständigen Angaben der Literatur (insbesondere Floderus und Bancroft) in kurzer Beschreibung soweit möglich zu ergänzen. Je zahlreicher die tatsächlichen Angaben werden, um so eher lassen sich Schlüsse allgemeinerer Natur ziehen; vorerst fehlen hierzu vielfach noch die nötigen Grundlagen.

In den allerjüngsten Oocyten enthält der rundliche, kleine Kern ein zartes, chromatisches Gerüst, dem einzelne größere Chromatinschollen angelagert erscheinen. Solche sind auch in der Peripherie an der Kernmembran nicht selten sichtbar. Stets läßt sich schon auf den jüngsten Stadien ein rundlicher Nucleolus nachweisen. Von

verschiedenartigem Chromatin (Oxy- resp. Basochromatin) ist in diesen Stadien (etwa Fig. 2 und 3 entsprechend) auch bei Differenzierungstinktion nichts zu bemerken.

Allmählich mit dem Auftreten und der Vermehrung der grobscholligen, basophilen Cytosomen im Ooplasma ändert sich die Erscheinung des Kernes. Jetzt wird ein sehr zartes, oxychromatisches Netzwerk aus feinen Fädchen bemerkbar, das nur ganz spärlich in den peripheren Kernpartien noch Chromatinbrocken angelagert enthält (Fig. 21). Dagegen sammeln sich die einzelnen basochromatischen Körnchen mit Vorliebe in der Umgegend des (oder seltener der beiden) großen, rundlichen, sich mit sogenannten Kernfarben intensiv färbenden Nucleolus und werden, ähnlich wie es GUENTHER (03) am Echinodermeneikern sah, offenbar allmählich von demselben aufgenommen; wenigstens resultieren zur Zeit der feinsten Mitochondrien im Ooplasma Bilder, wo es unmöglich ist, außerhalb des (resp. der) Nucleolus basochromatische Bestandteile im Kern zu finden. Die Figuren 6*a* und 16 zeigen solche Stadien. Alles Basochromatin ist, wie eine Kontrolle der fortlaufenden Serienschnitte ergibt, in den Nucleolen resp. bei Fig. 16 in einem exzentrischen Nucleolus aufgespeichert, während im übrigen ein zartes, oxychromatisches Geflechtwerk den ganzen übrigen Keimbläscheninhalt erfüllt. Es sind vor allem zwei Beobachtungen, die diesen ersten Synapsiszustand besonders interessant erscheinen lassen. Einmal war er in allen den Fällen typisch ausgeprägt, wo die Mitochondria des Ooplasmas in der Umgebung des Keimbläschens dichtere Anordnung und zum ersten Male scharf ausgeprägte Fädchenstruktur zeigte (Fig. 6*a*, vergleiche auch S. 421), das läßt, wie ich schon früher andeutete, vermuten, daß das Keimbläschen vielleicht einen gewissen auslösenden Einfluß auf die Bildung und Wandlung der Fadenkörnchen ausübt (HERTWIG, 02[1]), zum andern fanden sich in solchen Keimbläschen zum ersten Male Andeutungen von sogenannten zusammengesetzten Nucleolen. Fig. 16 zeigt einen solchen Nucleolus mit peripherem, farblosem Ring und einem basochromatischen Zentrum, — aber auch die umgekehrten Bilder mit basochromatischem Ring und farblosem oder undeutlich gefärbtem Zentrum waren auf denselben Schnitten in gleichaltrigen Oocytenkernen hier und da zu finden. Das spricht jedenfalls dafür, daß es sich bei diesem Färbungsverhalten nicht nur um verschieden starke Farbenextraktion bei der Differenzierung,

[1] Siehe das Zitat auf S. 435 vorliegender Arbeit.

sondern tatsächlich um eine verschiedene Färbbarkeit der Nucleolarsubstanz handelt.

Der eben geschilderte Zustand des Keimbläschens scheint verschieden lang dauern zu können. Manchmal war er noch erhalten, wenn bereits die zentrale Dotterbildung einsetzte; so zeigt Fig. 22 außer einem kleinen, peripheren Nucleolus und einem zweiten, der von dem Schnitt nicht getroffen wurde, beinahe noch den geschilderten Synapsiszustand, indem nur ganz minimale Basochromatinstäubchen sich in dem oxychromatischen Kerngerüst nachweisen lassen. In den meisten Fällen (Fig. 7—9) ist schon vor dem Erscheinen der ersten Dotterniederschläge neben den basophilen Nucleolen eine Anzahl basophiler Körnchen zu finden. Dabei hat auch die oxyphile Kernmasse den Charakter von einem zarten Gerüstwerk abgelegt und erscheint nunmehr in Form unscharf konturierter Straßen (Fig. 8) oder Netzstränge, welchen die basophilen Chromatinbröckchen angelagert sich finden. Mehr und mehr werden die basochromatophilen, extranucleolären Brocken oder Schollen größer, nehmen rundliche oder ovale Gestalt an und können nun gar nicht selten zu Reihen aneinandergelagert (Fig. 24) gefunden werden. In einzelnen Nucleolen treten jetzt bisweilen stärker lichtbrechende, basophile, bald exzentrisch gelagerte, bald mehr zentral sich findende Körnchen auf, doch muß betont werden, daß einheitliche basochromatische Nucleolen viel zahlreicher als jene Erscheinungsformen sind.

In der Periode reichlicher Dotterzunahme gewährt die Struktur des Keimbläschens kaum größeres Interesse (Fig. 10, 13—15 und 26), dagegen ist es interessant, daß an Oocyten, welche scheinbar ihre definitive Größe erreicht haben, nochmals ein ausgesprochener Synapsiszustand zu konstatieren war. Auch hier (Fig. 17) durchzog eine feine, oxychromatophile Masse das rundliche Keimbläschen, dieweil in peripherer Lage seltener ein, meist zwei bis drei auffallend kleine, öfters geschichtete Nucleolen zu sehen waren. An gleich großen Eiern hatten aber andre Keimbläschen die Struktur der Figuren 19, 20 und 28 und ich bin mir nicht ganz klar geworden, ob diese Stadien Vorläufer des zweiten Synapsisstadiums darstellen oder als spätere Erscheinungsformen des Keimbläschens anzusehen sind. Es sei betont, daß sowohl die letzteren, als die Synapsisbilder an direkt nebeneinanderliegenden Oocyten aufgefunden wurden. Da an Eiern, welche sich auf den Ovarialschnitten als frei im Eileiter liegend erwiesen, ähnliche Kernstrukturen wie auf Fig. 28 zeigten, möchte ich erstere Annahme für die wahrscheinlichere

halten. Über das Verhalten des Kernes bei der Bildung der Chromosomen und über die Reduktionsteilungen selber konnte ich keine Beobachtungen machen.

Die Kernmembran ist während aller Wandlungen des Keimbläschens stets deutlich zu verfolgen und zeigt in älteren Oocyten oft jene starke Fältelung, die schon von Davidoff und Bancroft erwähnten (Fig. 19, 20, 27 und 28), ich muß aber gestehen, daß ich in diesem Verhalten keinen Zustand, wie er im Leben vorkommt, erkennen kann, sondern vielmehr vermuten möchte, daß es sich um einen durch die Behandlung bedingten Artefakt handelt. Daß das Keimbläschen in diesem Alterszustand der Oocyten der Peripherie stark genähert ist und, wie es die Fig. 19 und 20 zeigen, in direkte Berührung selbst mit Testazellen gelangt, ist eine Beobachtung, die mit der Lagerung des Kernes im nahezu reifen Ovarialei nach zahlreichen Angaben der Literatur vollkommen übereinstimmt.

Schließlich seien noch Bilder erwähnt, die auf den ersten Blick an eine amöboide Beweglichkeit des Keimbläschens denken lassen. Obgleich ich diese Auffassung längst aufgegeben habe, den Zustand vielmehr als einen künstlich durch die Fixierungsmittel hervorgerufenen ansehe, habe ich eine Abbildung von einem derartigen Objekt in Fig. 18 gegeben, weil ich glaube, daß ähnliche Beobachtungen es waren, welche einzelne frühere Autoren vielleicht zu der Annahme von Kernsprossungen und Kernabschnürungen und damit zur Lehre einer karyogenetischen Abstammung der Testazellen geführt haben dürften. Die eigenartige, homogen erscheinende Ooplasmapartie, die den Kern umgibt, zeigt aber wohl zur Genüge, daß es sich hier weder um eine natürliche amöboide Beweglichkeit des Kernes noch um eine normale Erscheinungsform desselben überhaupt handeln kann.

Meinem hochverehrten Chef und Lehrer, Herrn Geh. Hofrat Professor Dr. M. Fürbringer, möchte ich auch an dieser Stelle für die freundliche Anteilnahme an meinen Untersuchungen und die mehrfachen guten Ratschläge meinen tiefgefühlten Dank aussprechen.

Heidelberg, 23. März 1903.

Literaturverzeichnis[1].

1) Bancroft, F. W., Ovogenesis in Distaplia occidentalis with remarks on other species. Bull. Mus. Comp. Zool. at. Harvard Coll. Vol. XXXV. pag. 57—111. Taf. I—VI. 1899.

2) Benda, C., Über die Spermatogenese der Vertebraten und höherer Evertebraten. Verhandlungen der physiol. Gesellschaft Berlin. 1897/98. 11. Aug. 1898. S. 1—12.

3) —— Weitere Beobachtungen über die Mitochondria und ihr Verhältnis zu Sekretgranulationen nebst kritischen Bemerkungen. Ibid. 99/00. 10. Dez. 1899. S. 1—12.

4) —— Die Mitochondria. Merkel-Bonnets Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. XII. S. 743—781. Taf. I. 1903.

5) van Beneden, E., und Julin, Ch., Recherches sur la morphologie des Tuniciers. Arch. de Biol. Bd. VI. pag. 238—476. Tab. VII—XVI. 1887.

6) Born, G., Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XLIII. S. 1—78. Taf. I—IV. 1894.

7) Bourne, G. C., Oligotrema psammites: a new Ascidiam belonging to the Family Molgulidae. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XLVII. pag. 233—272. 5 Taf. 1903.

8) Carnoy, J., et Lebrun, H., La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La Cellule. T. XII. pag. 192—295. 5 Taf. 1897.

9) Caullery, M., Sur les Ascidies composées du genre Distaplia. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris. T. CXVIII. pag. 598—600. 1895.

10) Crampton, H. E., Studies upon the early history of the Ascidian egg. Journ. Morph. Vol. XV. Suppl. pag. 29—50. Pl. III. 1899.

11) von Davidoff, M., Über freie Kernbildung in Zellen. Sitzungsberichte der Gesellsch. für Morphologie und Physiol. München. S. 32—45. 1887.

12) —— Untersuchungen zur Entwicklung der Distaplia magnilarva D.V. einer zusammengesetzten Ascidie. Mitteilungen der Zoolog. Station Neapel. Bd. IX. S. 113—178. Taf. V und VI. 1889.

13) Fick, Mitteilungen über die Eireifung der Amphibien. 13. Verhandl. der Anatom. Gesellschaft Tübingen. Ergänzungsbd. XVIa. S. 68—73. 1899.

14) Floderus, M., Über die Bildung der Follikelhüllen bei den Ascidien. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LXI. S. 163—260. Taf. X. 1896.

15*) Fol, H., Sur la formation des œufs chez les Ascidiens. Journ. Micr. Paris. 1. Année. 1877.

16*) —— Sur l'origine des cellules du follicule et de l'ovule chez les ascidiens et chez d'autres animaux. Journal de Micrographie. pag. 435—436. 1883.

[1] Die Werke, welche mir im Original nicht zugänglich waren, die ich also nur nach Referaten kennen lernte, sind mit einem * bezeichnet.

17) Fol, Sur l'œuf et ses enveloppes chez les Tuniciers. Rec. zool. Suisse. Vol. I. pag. 91—160. Pl. VII u. VIII. Remarques supplémentaires. Ibid. pag. 317—318. 1884.

18) Foot, K., und Strobell, E. Ch., Photographs of the egg of Alolobophora foetida II. Journ. Morph. Vol. XVII. pag. 517—554. Pl. XLI—XLIV. 1901.

19) Ganin, M., Neue Tatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Ascidien. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XX. S. 512—518. 1870.

20) Giard, Étude critique d. travaux d'embryogénie relatifs a la parenté des Vertébrés et des Tuniciers. Arch. de Zool. exp. et gen. T. I. pag. 233—288, 397—428. 1872 a.

21) —— Recherches sur les Ascidies comp. ou Synascidies. Ibid. pag. 501—709. 1872 b.

22) —— Sur l'embryologie des Ascidiens du genre Lithonephira. Compt. rend. T. XCII. pag. 1350—1352. 1881.

23) Giardina, A., Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus. Int. Monatsschrift für Anatomie und Physiologie. Bd. XVIII. S. 417—484. Tav. XVII—XXIII. 1901.

24) Guenther, K., Über den Nucleolus im reifenden Echinodermenei und seine Bedeutung. Zoologische Jahrb. Abt. Anatomie. Bd. XIX. S. 1—28. Taf. I. 1903.

25) Heller, C., Untersuchungen über die Tunicaten des adriatischen und Mittelmeeres. Denkschriften der K. Akademie der Wissenschaften Wien. Math.-phys. Klasse. Bd. XXXVII. S. 241—275. Taf. I—VII. 1877.

26) Hertwig, O., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Cellulosemantels der Ascidien. Jenaische Zeitschr. Bd. VII. S. 46—73. 3 Taf. 1873.

27) —— Die Zelle und die Gewebe. Bd. I. 1893.

28) Hertwig, R., Die Protozoen und die Zelltheorie. Archiv für Protistenkunde. Bd. I. S. 1—40. 1902.

29) His, W., Lecithoblast und Angioblast der Wirbeltiere. Histogenetische Studie. Abhandlungen der math.-phys. Klasse der Königl. sächs. Gesellsch. der Wissenschaften Leipzig. S. 171—328. 1900.

30*) Julin, Ch., Structure et développement des glandes sexuelles: ovogénèse, spermatogénèse et fécondation chez Styelopsis grossularia. Bull. sc. d. l. France et d. l. Belg. T. XXXV. 1893.

31) Korschelt, E., und Heider, K., Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spec. Teil. I. Aufl. 1889—1893. Allg. Teil. I. und II. Aufl. 1. Lief. 1902.

32) Korschelt, E., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. Zool. Jahrb. Abt. Anatomie. Bd. IV. S. 1—154. Taf. I—VI. 1891.

33) Kossel, A., Das Nucleïn im Dotter des Hühnereies. Zeitschrift f. physiol. Chemie. Bd. X. S. 248—264. 1886.

34) Kowalevsky, A., Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. Mem. Acad. St. Pétersbourg. T. X. pag. 1—19. Taf. I—III. 1866.

35) —— Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. Arch. für mikr. Anatomie. Bd. VII. S. 101—130. Taf. X—XIII. 1871.

36) —— Einige Beiträge zur Bildung des Mantels der Ascidien. Mem. Acad. St. Pétersbourg. T. XXXVIII. pag. 1—20. Taf. I—II. 1892.

37) Kupffer, C. v., Die Stammesverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbeltieren. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. VI. S. 115—172. Taf. VIII—X. 1870.

38) —— Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. VIII. S. 358—396. Taf. XVII. 1872.

39*) Lécaillon, Recherches sur l'ovaire des Collemboles. Arch. d'anat. micr. V. IV. 1901.

40) Lubosch, W., Über die Nucleolarsubstanz des reifenden Tritoneies nebst Betrachtungen über das Wesen der Eireifung. Habilitationsschrift. Jena. S. 1—80. Taf. I—V. 1902a.

41) —— Über die Eireifung der Metazoen, insbesondere über die Rolle der Nucleolarsubstanz und die Erscheinungen der Dotterbildung. Merckel-Bonnets Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgesch. Bd. XI. 1901. S. 709—783. 1902b.

42) —— Untersuchungen über die Morphologie des Neunaugenеies. Jenaische Zeitschrift für Naturwiss. Bd. XXXVIII. S. 673—724. Taf. XXIII. 1903.

43) Maurice, Ch., et Schulgin, Embryogénie de l'Amaroecium proliferum. Ann. des Sc. nat. T. XVII. 1884.

44) Maurice, Ch., Étude monographique d'une espèce d'Ascidie composée (Fragaroides aurantiacum n. sp.). Arch. de Biol. T. VIII. pag. 205—495. Pl. XVI—XIX. 1888.

45) Mead, A. D., The origin of the egg Centrosomes. Journ. Morph. Vol. XII. pag. 391—394. 1897.

46) Metcalf, Notes on the morphology of Tunicata. Zool. Jahrb. Abteilung Anatomie. Bd. XIII. S. 495—602. Taf. XXIV—XL. 1900.

47) Metschnikoff, E., Zur Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XXII. S. 339—347. 1872.

48) Meves, Fr., Über den von La Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Archiv für mikr. Anat. Bd. LVI. S. 553—605. Taf. XXIV und XXVII. 1900.

49*) Milne-Edwards, H., Observations sur les Ascidies composées de la manche. Mém. de l'Acad. d. Sc. de l'Inst. d. France. T. XVIII. 1842.

50) Morgan, T. H., The origin of the Test-Cells of Ascidians. Journ. Morph. Vol. IV. pag. 195—204. 1 Taf. 1891.

51) Pizon, A., Histoire de la blastogénèse chez les Botryllidés. Ann. des Sc. nat. zool. T. XIV. pag. 1—386. Pl. I—IX. 1893.

52) —— Les membranes embryonnaires et les cellules de rebut chez les Molgules. Compt. Rend. Acad. Paris. T. CXXII. pag. 40—42. 1896.

53) Playfair MacMurrich, Sur l'origine des »Cellules de test« dans l'œuf d'Ascidie. Ref. in Arch. de Zool. exp. et gen. T. X. pag. LXII—LXIV. 1882.

54) Prenant, A., Sur la protoplasma supérieur (Archoplasme, Kinoplasme, Ergastoplasme) étude critique. Journ. d. l'anat. et d. l. physiol. V. XXXIV. pag. 657—705. 1898. V. XXXV. pag. 52—90; 169—234; 408—466; 618—674. 1899.

55) Prowazek, Studien zur Biologie der Zelle. Archiv für Protistenkunde. Bd. II. S. 385—394. 1902.

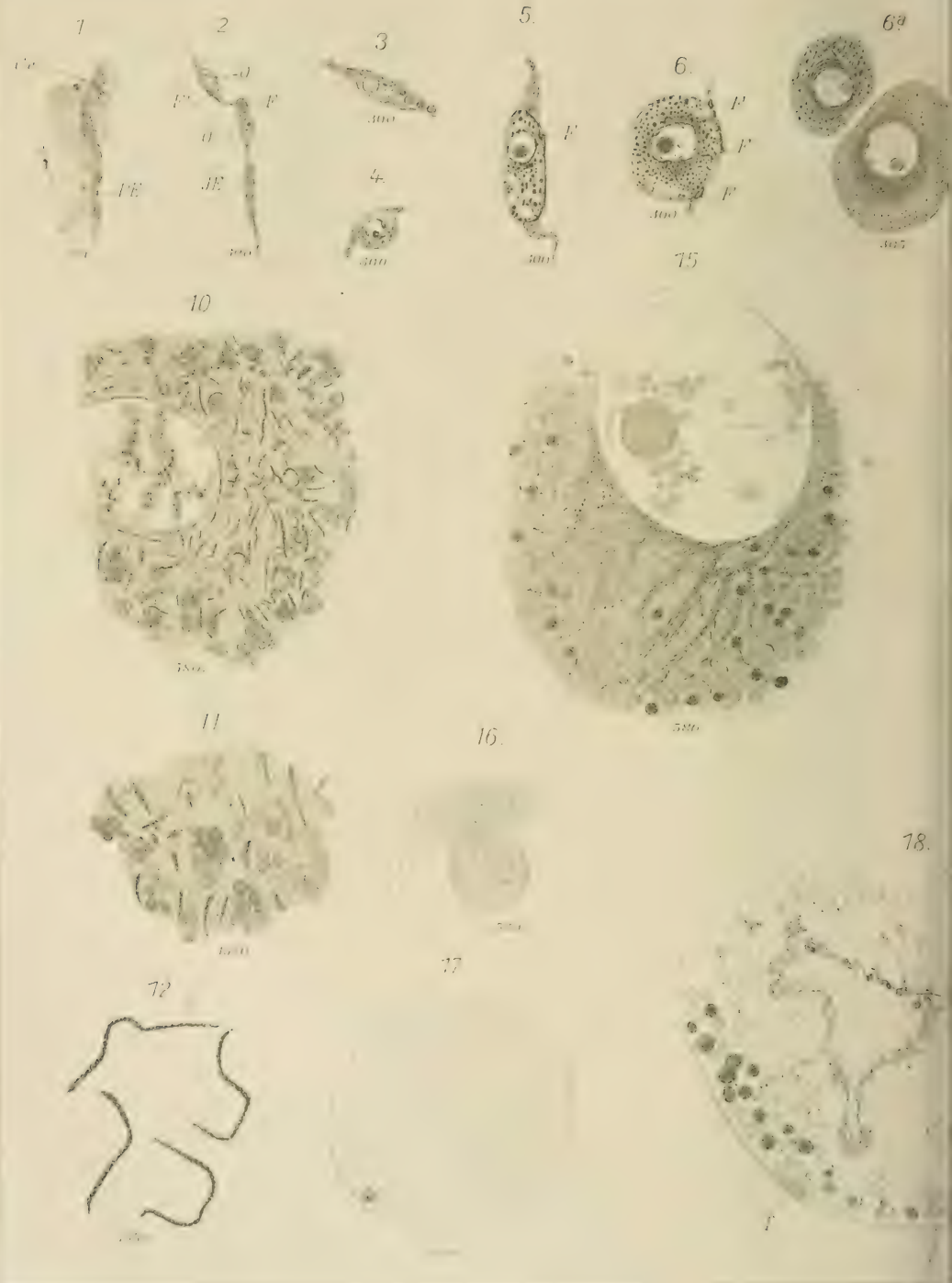
56) Regaud, Cl., et Policard, A., Notes histologiques sur l'ovaire des mammifères. Communications préliminaires. Compt. Rend. l'Assoc. d'Anat. France. Troisième Session Lyon. pag. 45—62. 1901.

57) Roule, L., La structure de l'ovaire et la formation des œufs chez les Phallusiadées. Compt. Rend. Acad. Paris. T. XCVI. pag. 1069—1072. 1883.
58*) —— Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence. Ann. du Mus. d'hist. nat. Marseille. Zool. T. II. Marseille 1884.
59) —— Sur le développement des enveloppes ovulaires chez les Tuniciers. Rec. zoolog. Suisse. T. II. pag. 195—202. 1885.
60*) Sabatier, A., Recherches sur l'oeuf des Ascidiens. Revue scient. Nat. Montpellier. Sér. 3. T. II. Paris 1883 a.
61) —— De l'ovogénèse chez les Ascidiens. Compt. Rend. Acad. Paris. T. XCVI. pag. 799—801. 1883 b.
62) —— Sur les cellules du follicule et les cellules granuleuses chez les Tuniciers. Rec. zoolog. Suisse. Vol. I. pag. 423—458. Pl. XXII u. XXIII. 1884.
63) Salensky, W., Über die Tätigkeit der Kalymmocyten (Testazellen) bei der Entwicklung einiger Synascidien. Festschrift für Leuckart. S. 109—120. Taf. XIV und XV. 1892.
64) —— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Synascidien. I. Mitteilungen der Zoologischen Station Neapel. Bd. XI. S. 368—474 und 488—636. Taf. XVII—XXIV. 1894.
65) Seeliger, O., Eibildung und Knospung von Clavellina lepadiformis. Sitzungsberichte Akademie Wien. Bd. LXXXV. S. 361—413. 3 Taf. 1882.
66) Selys-Longchamps, M. de, et Damas, D., Recherches sur le développement post-embryonaire et l'anatomie definitive de Molgula ampulloides. Arch. Biol. T. XVII. pag. 385—488. Pl. I—VI. 1900.
67*) Semper, C., Über die Entstehung der geschichteten Celluloseepidermis der Ascidien. Arbeiten aus dem Zoolog. Institut Würzburg. Bd. II. 1875.
68) Stepanoff, P., Über die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phallusia. Bull. Acad. St. Pétersbourg. T. XIII. pag. 210—218. 1 Taf. 1869.
69) Ussow, M., Zoologisch-embryologische Untersuchungen. Archiv für Naturgeschichte. Jahrg. 41. Bd. I. S. 1—18. 1875.
70) Waldeyer, W., Die Geschlechtszellen in O. Hertwigs Handbuch der vergl. und experiment. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. S. 86—474. 1901—1903.

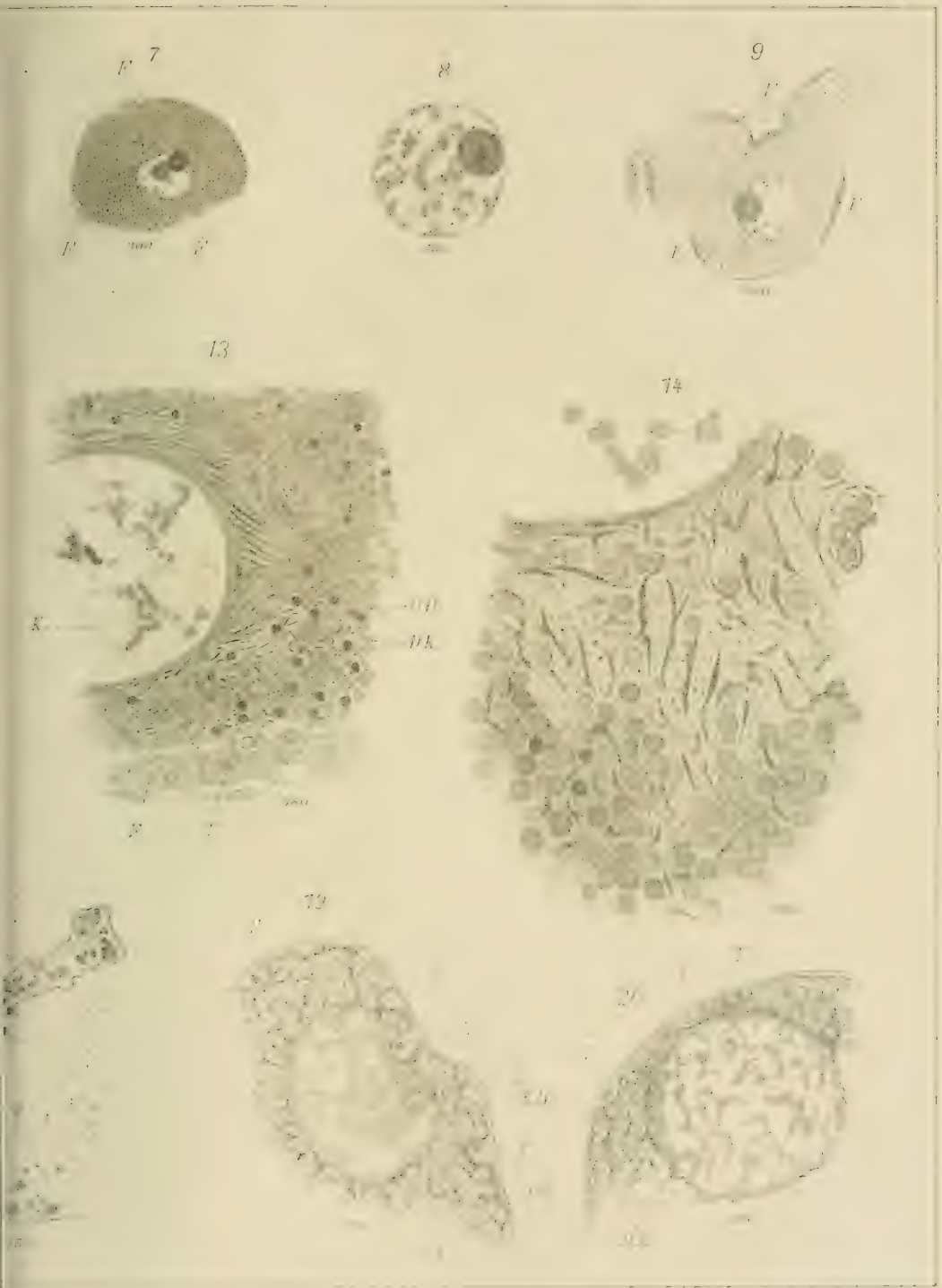
Erklärung der Abbildungen.

Alle dargestellten Abbildungen wurden unter Anwendung Zeissscher Apochromatsysteme mit dem großen Abbéschen Zeichenapparat entworfen und mit denselben optischen Hilfsmitteln ausgeführt. Nur beim Eintragen der feineren Zellstrukturen wurden zur Kontrolle jeweils stärkere Okulare herangezogen. Die Vergrößerungen sind bei jeder Figur angegeben und wurden in jedem Fall mittels eines Objektivmikrometers bestimmt.

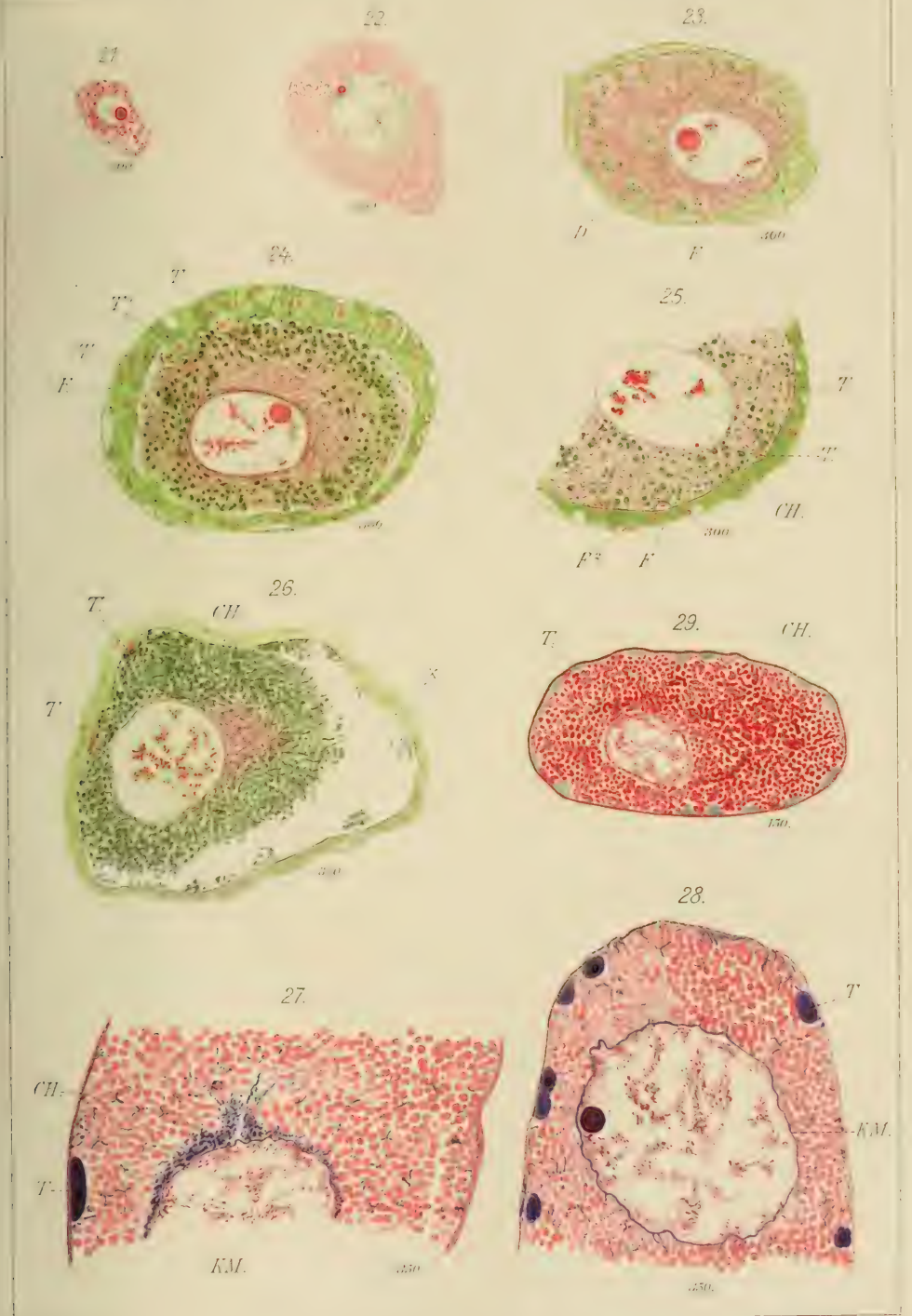
Für Fig. 29 wurde Apochr. 8 mm und Komp.-Oc. 2, für die Fig. 1—7, 9, 17, 19, 20—28 die Apochr.-Immersion 2 mm und Komp.-Oc. 2, für Fig. 18 Apochr.



Wilhelm



...mann in Leipzig
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig



H. Bluntschli gez. Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig. Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

4 mm mit Komp.-Oc. 4, für die Fig. 8, 10, 13, 15 und 16 die Apochr.-Immersion 2 mm mit Komp.-Oc. 4 und für die Fig. 11, 12 und 14 dieselbe Immersion mit Kompensation-Ocular 12 benutzt. Die teilweise verschieden lautenden linearen Vergrößerungen, welche bei gleichen angewandten optischen Systemen erzielt wurden, rühren von verschiedener Einstellung der Zeichentischhöhe her.

Folgende Abkürzungen gelten für alle Figurenbezeichnungen:

CH Chorion,
F Follikelzellen,
KM Kernmembran,
T Testazellen,
S.P.E Fixierung mit Sublimatpikrinessigsäure,
Fl Fixierung mit schwacher Flemmingscher Lösung.

Tafel IX und X.

Fig. 1. Übergangspartie des Cilienepithels (*CE*) des Eileiters in das Plattenepithel (*PE*) der Ovarialhöhle. Unter dem Epithel das lockere Mesodermgewebe (Plerom Bournes, 03). *S.P.E* Hämatoxylineisen nach M. Heidenhain — Orange-Fuchsin.

Fig. 2. Keimepithel mit kleinsten Oocyten *O* (Oogonien? vgl. Text S. 403), und Follikelzellen (*F*), *J.E* indifferente Partie des Keimepithels, *S.P.E* Färbung wie Fig. 1.

Fig. 3—5. Junge Oocyten. *S.P.E* Färbung wie bei Fig. 1.

Fig. 6. Oocyte, bei welcher sehr deutlich die groben basophilen Körner (Mitochondrien) im Zellleib kenntlich sind. *S.P.E* Färbung wie oben.

Fig. 6*a*. Oocyten mit dem abgekürzten Modus (vgl. Text S. 421) der Mitochondrienumwandlung. Während in den peripheren Eipartien nur grobe resp. feinere Körnchen sich finden, haben sich in der Umgebung des Keimbläschens die Mitochondrien zu Chondriomiten aneinandergereiht. Die größere Oocyte zeigt den Proceß im Ooplasma der kleineren in gleichsam fortgeschrittenerem Stadium. Das Keimbläschen enthält bei beiden Oocyten eine zart-faserige Grundmasse aus Oxychromatin und alles Basochromatin in Nucleolen aufgespeichert (erster Synapsiszustand). *S.P.E* Delafields Hämatoxylin-Orange-Fuchsin.

Fig. 7. Oocyte mit zahlreichen feinsten und ganz kurzen Chondriomiten, umgeben von platten Follikelzellen. *S.P.E* Eisenhämatoxylin-Orange-Fuchsin.

Fig. 8. Keimbläschen einer Oocyte von etwas größeren Dimensionen als die vorige, aber in gleichem Zustand des Plasmaleibes. Die Färbung mit Delafieldschem Hämatoxylin und Orange-Fuchsin tingierte den Nucleolus dunkelblau, fast schwarz, die zarten Netzzüge orange, die Chromatinflocken auf den Netzstraßen violett (Mischfarbe) (*S.P.E*).

Fig. 9. Oocyten mit der Follikelhülle. *S.P.E* sehr schwache Hämatoxylin-(Delafield) Eosinfärbung.

Fig. 10. Zentrale Partie aus einer Oocyte von 0,13 auf 0,12 mm mit ziemlich der Zellperipherie genähertem Kern. Die Chondriomiten sind sehr deutlich in der dotterfreien Partie des Ooplasmas um den Kern und zwischen den Dotterniederschlägen zu verfolgen. *Fl* Safranin-Lichtgrün.

Fig. 11. Stärker vergrößertes Detail von Fig. 10. Die Chondriomiten erscheinen von zarten hellen Säumen begrenzt (Alveolarsäume? Wabenreihen?).

Fig. 12. Chondriomiten aus derselben Oocyte mittels ausgiebigen Gebrauches der Mikrometerschraube, in ihrer ganzen Länge dargestellt.

Fig. 13. Partie aus einer Oocyte von 0,15 auf 0,1 mm mit exzentrisch gelagertem rundlichen Kern. Die Chondriomiten sind gegen den Kern zu stark zusammengedrängt und erscheinen noch ziemlich scharf konturiert (vgl. folgende Figur), zwischen den Dotterkugeln (*DK*) (*OD* osmierter Dotter) sind hier und da einzelne Körnchen (Mitochondrien) sichtbar. *F* Follikelepithel (innere Schicht), darunter zwei Zellen der äußeren Follikellage. Die Follikelzellen im Zustand der Aktivität. *T* Testazelle, *Fl* Safranin-Lichtgrün.

Fig. 14. Detail der vorigen Figur bei stärkerer Vergrößerung, jetzt wird der begonnene körnige Zerfall der Chondriomiten leicht erkenntlich.

Fig. 15. Detail von einer Oocyte von 0,2 auf 0,15 mm Größe mit stärker vorgeschrittenem Körnchenzerfall der Chondriomiten. Das große ovale Keimbläschen enthält einen basochromatischen Nucleolus, zahlreiche ebenso sich verhaltende Chromatinschollen und spärliche oxychromatische Fäserchen. *Fl* Safranin-Lichtgrün.

Fig. 16. Oocyte von ähnlicher Größe wie die Oocyten von Fig. 6*a*. Kern im Synapsisstadium, oxychromatisches zartes Netzwerk, großer nur in seiner zentralen Partie basochromatischer Nucleolus. *Fl* Safranin-Lichtgrün.

Fig. 17. Kern einer nahezu reifen Oocyte im zweiten Synapsisstadium. Ein zartes oxychromatisches Netzwerk erfüllt das ganze Keimbläschen, das sonst nur einen kleinen, geschichteten basochromatophilen Nucleolus erkennen läßt. *Fl* Safranin-Lichtgrün.

Fig. 18. Kern einer nahezu ausgewachsenen Oocyte, amöboide Beweglichkeit vortäuschend. Es handelt sich offenbar um ein Kunstprodukt (vgl. Text S. 442). *Fl* Safranin.

Fig. 19 und 20. Nahezu ausgewachsene Oocyten, mit der Eiperipherie genäherten Kernen. Kernmembran eigentümlich gefältelt, nach außen von ihr und auch zwischen den Dotterkugeln zahlreiche Mitochondrien als kleine gefärbte Körnchen erkennbar. Auf Fig. 19 enthält das Keimbläschen einen geschichteten Nucleolus. Bei beiden Figuren stehen Testazellen in direktem Kontakt mit der Kernmembran. *S.P.E* Carmin-Bleu de Lyon.

Fig. 21. Junge Oocyte mit grobscholligen, basophilen Schollen im Cytoplasma. *Fl* Safranin-Lichtgrün.

Fig. 22. Ältere Oocyte. Im Zellleib zahlreiche feinste rote Strichelchen (kurze Chondriomiten), an einigen Stellen, vor allem in der Nähe des Keimbläschens, zartgrüne Dotterniederschläge, die noch nicht organisiert erscheinen und jeweils mit einem hellen Hof umgeben sind. Das Keimbläschen enthält außer im Nucleolus nur minimale Mengen von basochromatischer Substanz, dagegen zahlreiche oxychromatische Gerüstfäden. *Fl* Safranin-Lichtgrün.

Fig. 23. Von der zentralen Dotterbildung ist nur in der Umgebung beider Kernpole noch etwas zu sehen, dafür hat eine periphere Dotterbildung eingesetzt. Die Fädchengebilde im Zellleib sind deutlicher geworden. *Fl* Safranin-Lichtgrün.

Fig. 24. Oocyte im Stadium der Testazellenbildung. Bei *T'* tritt gerade eine Zelle aus dem primären Follikelepithel, bei *T* Testazellen, die schon ihre

Färbbarkeit mit sauren Farben verloren haben und vereinzelte safraninophile Körnchen enthalten. Die Follikelhülle in sehr aktivem Zustand. Die Dotterbildung hat Fortschritte gemacht, auch hat sich die Natur einzelner Dotterniederschläge geändert, so daß sie jetzt durch Osmium geschwärzt werden. Um das Keimbläschen und zwischen den Dotterkugeln finden sich zahlreiche braunrote Fädchengebilde. *Fl* Färbung wie oben.

Fig. 25. Oocyte von ähnlichem Verhalten wie in voriger Figur. Das Chorion hat sich ausgebildet, die Testazellen enthalten schon reichliche safraninophile Körnchen, der Dotterreichtum ist noch relativ geringgradig, darum sind die Fädchengebilde besonders deutlich sichtbar. Sie sind aber kürzer als in Fig. 24 (Schrägschnitt durch die Oocyte? vgl. Text S. 425). F_2 äußere Follikelzelllage, *Fl* Färbung wie oben.

Fig. 26. Oocyte mit schon zahlreichen Dotterniederschlägen. Ein Teil derselben bei × ausgefallen (Schnitt von 2 μ Dicke!) An der einen Seite des Keimbläschens noch sehr deutlich entwickelte Chondriomiten, auch zwischen den Dotterkugeln sind noch hier und da solche erkennbar. *Fl* Färbung wie oben.

Fig. 27 und 28. Oocyten, die wohl ihre definitive Größe erreicht haben dürften. Rundliches Keimbläschen mit gefältelter Kernmembran. Außerhalb derselben und in kleineren Häufchen (Dreizipfel) finden sich zahlreiche schön blau gefärbte Mitochondrien. Die Testazellen erscheinen ob ihres Gehaltes an basophilen Körnern ganz dunkel tingiert. *S.P.E* Delafieldsches Hämatoxylin-Eosin.

Fig. 29. Oocyte mit Ehrlich-Biondis Dreifarbengemisch gefärbt, um die ausgesprochene Basophilie der Testazellen zu zeigen. *S.P.E.*

Nachtrag.

Während der Korrektur kam mir die vorläufige Mitteilung R. Goldschmidts über den Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen[1] zu Gesicht. Dieser Autor macht über die Chromidialsubstanz, Mitochondria, oder wie man nun diese identischen Strukturen nennen will, sehr interessante Angaben allgemeiner Natur. Seine Deutung der Fädchengebilde als allgemein-funktioneller Strukturen, d. h. solche, die sich »auf das Funktionieren der Zelle als solcher beziehen, Strukturen, die also von der spezifischen Funktion der Zelle unabhängig sind und nur mit dem Grade der Funktionsintensität zusammenhängen«, entspricht im wesentlichen auch dem Ergebnis der vorliegenden Arbeit. Allgemeinere Schlüsse, wie sie jetzt Goldschmidt zieht, waren bei der Spezialuntersuchung, die ich unternahm, naturgemäß nur in sehr geringem Grade zulässig.

[1] Biolog. Centralblatt. Bd. XXIV. S. 241—251. 1904.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 391
Technische und orientierende Vorbemerkungen 393
a) Die Technik der Untersuchung 393
b) Über die Entwicklung und Topographie des Ovariums 394
I. Die erste Entwicklung der Oocyten und das Schicksal der Eihüllen 400
Geschichtliche Übersicht 400
Eigne Beobachtungen 402
a) Die Bildung des primären Follikelepithels 402
b) Die Bildung der mehrschichtigen zelligen Eihüllen 404
c) Das Schicksal der zelligen Eihüllen 406
II. Die weitere Entwicklung der Oocyten 416
A. Das Verhalten des Ooplasmas und die Dotterbildung 416
a) Geschichtliche Übersicht 416
b) Eigne Beobachtungen 419
1. Periode. Bis zum Auftreten der ersten Symptome von Dotterbildung 420
2. Periode. Das Erscheinen von Vacuolen im Ooplasma und die ersten Dotterniederschläge 422
3. Periode. Die reichliche Dotterproduktion 424
4. Periode. Der Zerfall der Chondriomiten und der Bau des ausgewachsenen Ovarialeies 427
Zusammenfassung der Beobachtungen 428
c) Ergebnisse und Folgerungen 429
B. Das Keimbläschen 439
Literaturverzeichnis 443
Erklärung der Abbildungen 446
Nachtrag 449

Das Kopfskelett der Amnioten.

Morphogenetische Studien.

(1. Fortsetzung.)

Von

Dr. A. Fleischmann,

Professor der Zoologie und vergl. Anatomie in Erlangen.

Nachdem ich im ersten Teile dieser Studien das gemeinsame Formgesetz des Nasenschlauches für einige Gruppen der Amnioten durch meinen Schüler A. Beecker habe darstellen lassen, veröffentliche ich jetzt die Stilanalyse der Siebbeinregion der Säugetiere, welche mein Schüler W. Blendinger unter meiner Leitung ausgearbeitet hat. Um eine sichere Basis für den Vergleich zu gewinnen, habe ich von dem mir vorliegenden reichen Material je eine Art aus der Ordnung der Beuteltiere, Edentaten, Wiederkäuer, Raubtiere, Insektenfresser und Nager genau untersuchen lassen. So wurde es möglich, das Wesen des morphogenetischen Prozesses für den cribralen Abschnitt des Nasenschlauches zu erkennen und damit die Lücken der ersten Mitteilung zu beseitigen. In Anbetracht der Untersuchungsschwierigkeiten und der zeitraubenden Rekonstruktionsarbeiten mußte ich meine Absicht aufgeben, die Fledermäuse und Affen in den Kreis der Betrachtungen einzubeziehen. Doch kann man im Verein mit den Untersuchungen anderer Forscher bereits ein einfaches Bild von dem morphologischen Bau der Cribralzone entwerfen. Ich lasse zunächst die tatsächlichen Befunde darlegen und werde hernach die früher erschienenen Abhandlungen besprechen.

III.

Das Cribrum der Säugetiere.

Von

Dr. W. Blendinger,

prakt. Tierarzt aus Gleisenau.

Mit Tafel XI und XII und 6 Figuren im Text.

Der Nasenschlauch der Säugetiere unterscheidet sich von dem gleichnamigen Organ bei den Sauropsiden durch die Kürze des Vorhofs und die bedeutende Länge der Muschelzone. Die einzelnen Bestandteile der letzteren sind durchweg sehr groß. Die Choanenöffnung an der später zum Ductus nasopharyngeus geschlossenen Gaumenrinne des Munddaches, sowie der Choanengang sind sagittal ausgezogen, ebenso wird die Aulax durch sagittales Wachstum eine langgestreckte Seitennische, der Muschelwulst sehr kräftig und meist sowohl dorsal wie ventral eingerollt. Am meisten charakteristisch aber ist die ungeheure Entwicklung des Sakters, welcher einen sehr bedeutenden Massenanteil am Aufbau der Muschelzone nimmt. Denn er ist sowohl dorsal, wie lateral, wie sagittal stark ausgedehnt und die dem Riechhügel der Vögel homolog erkannte Einbuchtung seiner lateralen Wand zwischen dem Gesimsgrat und dem Dorsalgrat ist zum Rhachiswulst, Nasoturbinale, geworden. Damit nicht genug wird hinter der Muschelzone ein stilistisch neuer, den Sauropsiden anscheinend durchaus fremder Abschnitt, die Siebbeinzone oder kurzweg das Cribrum entwickelt.

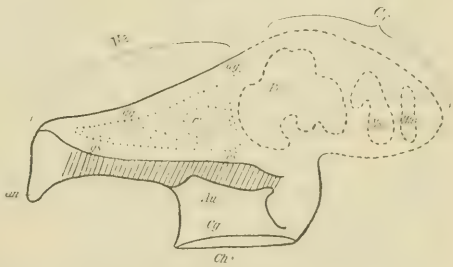
Da mein Kollege Dr. A. Beecker, welcher die eben rekapitulierten morphologischen Merkmale zuerst klar ausgesprochen hat, aus äußeren Gründen die genauere Beschreibung des Cribrums unterlassen mußte, habe ich auf den Rat des Herrn Professor Dr. A. Fleischmann gern die Aufgabe übernommen, diese Lücke unsrer Kenntnisse

durch genaue Untersuchungen auszufüllen, und die Studien gerade da weiter geführt, wo Dr. Beecker (2) sie abzubrechen gezwungen war. Bevor ich die Schilderung der neuen Resultate beginne, drängt es mich, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer für die Anregung und die reich gewährte Unterstützung bei der Bearbeitung des schwierigen Stoffes meinen herzlichen Dank auszusprechen. Ebenso danke ich Herrn Privatdozenten Dr. E. Zander für die große Hilfe, welche er mir bei der Ausführung der technischen Arbeit zuteil werden ließ.

5. *Allgemeine Charakteristik des Cribrums.*

Das Cribrum (Textfig. 1 *Cr*), der hintere Teil des Nasenschlauches, hängt an der Muschelzone als ein Blindsack von etwa hufeisenförmigem Seitenprofil. Seine Existenz bedeutet einen wesentlichen Unterschied gegen den Stilcharakter der Sauropsiden, welche nur die Vorhofs- und Muschelzone ausgeprägt haben. Bei den Säugetierembryonen aber wächst die epitheliale Nasenwand caudalwärts in die Keilbeingegend hinein. So entsteht eine schmale, dem Nasenseptum parallel gerichtete Ausbuchtung, eben das Cribrum, welches über den der Muschelzone (Textfig. 1 *Mz*) angehörigen Choanengang und die Choane selbst nach hinten ragt. Nur der Anfangsteil hängt mit dem Choanengang zusammen, der größere Teil des Cribrums liegt als ventral geschlossene, wirkliche Blindbucht der Nase, an welcher die Äste des Nervus olfactorius sich ausbreiten werden, innerhalb des knorpeligen, bzw. knöchernen Skeletts unter dem Gehirn.

Fig. 1.



Seitenansicht des linken Nasenschlauches vom Schwein. Schematisiert. Das Cribrum und seine Seitensäcke mit gestrichelten Linien dargestellt, die Rhachiszone ist punktiert, der Muschelwulst zwischen Sakter und Aulax schraffiert. *Au* Aulax; *an* äußere Nasenöffnung; *Cg* Choanengang; *Ch* Choane; *Cr* Cribrum; *dg* Dorsalgrat; *ys* Gesimsrand des Sakters; *Mz* Muschelzone; *Msc* Mesocribrum; *Mtc* Metacribrum; *Pc* Procribrum; *r* Rhachis. Vgl. dazu Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXXI. Taf. XXIV Fig. 36 und 37.

Der ganze Nasenschlauch erhält dadurch eine charakteristische Gestalt; er erweitert sich vom äußeren Nasenloch ganz allmählich bis zur caudalen Grenze der Muschelzone und verengt sich von da bis zum cribralen Blindende in der Sphenoidalregion. Besonders deutlich ist diese Eigenschaft an dem Dorsalgrat (*dg*) und dem

Gesimsrand (*gs*) des Sakters abzulesen. Wenn man beide in ihrer ganzen Ausdehnung verfolgt, so sieht man sie caudal auseinander weichen, weil der Dorsalgrat schräg aufwärts gegen das Frontale steigt, das Saktergesimse lateral immer weiter von der Mediane ab gegen das Lacrymale zieht und damit der dorsoventrale Abstand beider allmählich zunimmt.

In der Region des Cribrums findet das Umgekehrte statt. Die schmale Dorsalwand fällt schräg gegen die Sphenoidalregion ab und die laterale Wand ist schräg medianwärts gegen das Septum geneigt. Darum wird der Nasenschlauch nach hinten eng und klein und man konnte sein caudales Ende lange Zeit gar nicht als Raum der Nasenhöhle, sondern als Sinus oder Keilbeinnische betrachten.

An der hinteren Grenze der Muschelzone hat der Dorsalgrat und das Saktergesimse das höchste Maß der Divergenz, der zwischen beiden eingeschlossene Rhachiswulst (Textfig. 1 *r*) seine größte Breite und der Nasenschlauch seine größte Höhe erreicht. Hier beginnt das Cribrum verhältnismäßig hoch und verjüngt sich nach hinten. Man kann also die Muschelzone und das Cribrum zwei dreieckigen Schmalsäcken vergleichen, die mit ihrer Basis aufeinander stehen, deren Spitzen jedoch gerade entgegengesetzt, d. h. nach dem äußeren Nasenloch, bzw. dem Keilbein schauen. Freilich ist es schwer, eine ganz bestimmte Grenze beider Regionen anzugeben. Denn zwei typische Formencharaktere der Muschelregion greifen noch eine Strecke weit auf das Cribrum über, nämlich der Dorsalgrat und der Rhachiswulst des Sakters.

Das Cribrum selbst ist frei von den stilistischen Merkmalen des Sakters und beginnt seine eigne Differenzierung vorzüglich durch Produktion lateraler Ausstülpungen, der Cribralsäcke[1] und pneumatischen Blasen oder Sinus. Im allgemeinen werden zwar sämtliche Formeigenschaften, welche die Komplikation des Nasenschlauches im Stilkreise der Amnioten bedingen, durch Ausbuchtungen der lateralen Wand eingeleitet, aber während die morphologischen Differenzierungen in der Muschelzone langgedehnten, schmalrinnenähnlichen bzw. wulstähnlichen Charakter tragen (man betrachte bloß am Modell des Schweines [2, Taf. XXIV, Fig. 36 und 37] die lange Aulaxnische, das noch längere Saktergesimse und

[1] Statt des Ausdrucks »Cribraltasche«, welche Beecker (2, S. 601) gebraucht, verwende ich aus später erhellenden Gründen die Bezeichnung »Cribralsack«.

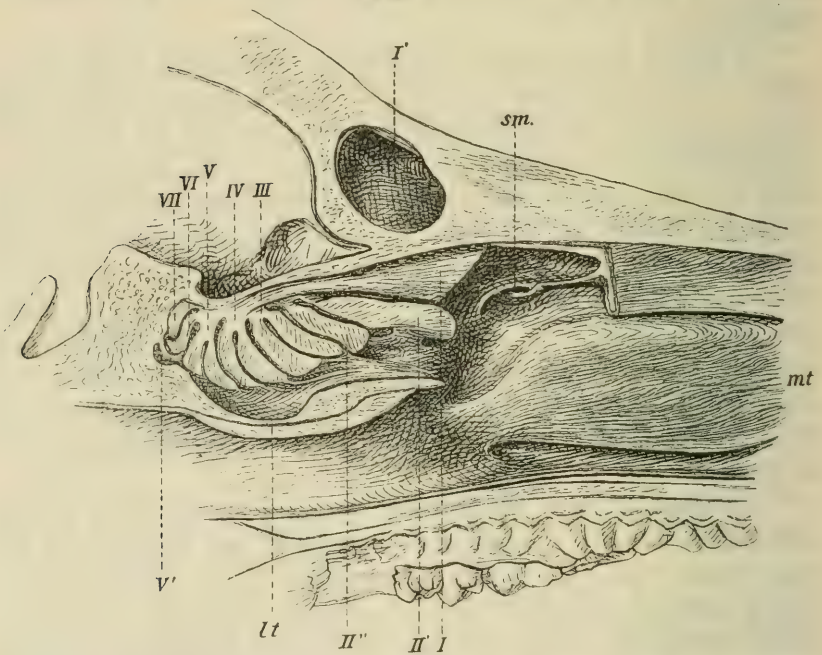
den langen Rhachiswulst), fehlt dem Cribrum die Neigung für sagittal gestreckte Nebenräume. Seine lateralen Ausstülpungen entspringen an schmalen Stellen der Seitenwand, wachsen energisch lateralwärts, d. h. in transversaler und dorsoventraler Richtung und besitzen außerdem die Eigenschaft, sich vielfach zu falten, so daß kleinere und größere Nebenräume entstehen. Die Ursprungsstellen der Seitensäcke an der lateralen Wand des Cribrums sind ferner dadurch charakterisiert, daß sie quer zur Längsachse des Nasenschlauches liegen als länglich ovale Bezirke von fast vertikaler Richtung.

In früher Embryonalzeit erscheinen, wenn auch nicht gleichzeitig, drei Seitensäcke (2, Taf. XXIV Fig. 36 und 37), schräg hintereinander an der lateralen Wand geordnet und an Größe entsprechend ihrer Ursprungsstelle verschieden, weil ja die Ausdehnung des blind geschlossenen Cribrums caudalwärts mehr und mehr abnimmt. Darum ist der erste an der Grenze gegen die Muschelregion auswachsende Cribralsack der größte und der dritte dem Blindende des Cribrums benachbarte Sack am kleinsten. Im Interesse klarer Schilderung sind besondere Namen für dieselben erwünscht; ich schlage vor, die drei Hauptseitensäcke nach ihrer Reihenfolge (Textfig. 1), den vordersten Procribrum (*Pc*), den mittleren Mesocribrum (*Msc*) und den hinteren Metacribrum (*Mtc*) zu heißen.

Zwischen je zwei Hauptsäcken sprossen später zwei weitere Seitensäcke hervor, so daß die Gesamtzahl der Cribralsäcke auf fünf erhöht wird. Die beiden intermediären Säcke entwickeln sich jedoch weniger stark, weil die drei primären Hauptsäcke ihnen den Raum beschneiden. Immerhin sind sie als Seitenräume des Cribrums wichtig und müssen durch besondere Namen unterschieden werden. Ich nenne den vorderen intermediären Sack, welcher zwischen Procribrum und Mesocribrum eingeschoben wird, das Epicribrum und den hinteren intermediären Sack, welcher zwischen Mesocribrum und Metacribrum entsteht, das Paracribrum. Die typische Reihenfolge der Säcke an der Seitenwand des Cribrums wird kurz durch folgende Formel ausgedrückt: Procribrum + Epicribrum + Mesocribrum + Paracribrum + Metacribrum. Da die Cribralzone an dem Nasenschlauch eines Schweineembryos von 2,9 cm Länge (2, Taf. XXIV, Fig. 37) ungefähr ebensogroß wie die Muschelzone ist, aber fünf Säcke in orocaudaler Reihe hintereinander bildet, so leuchtet es ein, daß deren in späterer Embryonalzeit erfolgendes Größenwachstum weniger

sagittal als vielmehr dorsoventral und lateral geschehen muß (Fig. 1 *a* und *c*, 11 *a*, 15 *a* und *c*, 17 *a*, 19 *a*, 21 *a*). Die meisten Figuren der Taf. XI und XII, welche nach Rekonstruktionsmodellen photographiert sind, zeigen die Cribralsäcke deutlich nebeneinander liegend und durch tiefe Einschnitte getrennt. Dadurch könnte beim Leser die Vorstellung erweckt werden, als bestünden solche trennende Räume in Wirklichkeit. Ich bemerke daher, daß die Modelle lediglich die

Fig. 2.



Der hintere Teil der linken Nasenhöhle von einem 3/4 Jahre alten Schwein. Die Nasenscheidewand und ein Teil des Nasoturbinale sind entfernt worden. *I*—*VII* erster bis achter Riechwulst; *I'* pneumatischer Raum im Stirnbein; *sm* die Öffnung in die Kieferhöhle; *mt* Maxilloturbinale; *lt* Lamina transversalis. In dem Körper des Präsphenoids sieht man die Anlage der pneumatischen Höhle *V'*. (Nach S. Paulli, Morpholog. Jahrbuch, Bd. XXVIII, S. 198.)

Epithelwand des Nasenschlauches, nicht aber deren mesodermale Stütze wiedergeben. Am natürlichen Objekt umhüllen dicke Mesodermschichten das ganze Cribrum samt seinen Seitentaschen so innig, daß man die zierliche Modellierung seiner Wand gar nicht wahrnehmen könnte, wenn man die epitheliale und bindegewebige Grundlage ungetrennt studieren wollte. Der Leser muß sich also in sämtlichen Furchen und Spalten zwischen den Cribralsäcken und ihren kleineren Buchten (Fig. 1 *a* und *c*, 11 *a*, 15 *a* und *c*, 17 *a*, 19 *a* und

21 *a*) solide, die Epithelwand der Hohlräume stützende Mesodermlamellen liegend denken.

Ich will nun das Cribrum von der inneren Lichtung (Cribralhöhle) aus kurz betrachten (Taf. XI Fig. 1 *b*). Die Seitensäcke prägen nämlich auch der Innenfläche der lateralen Cribralwand ein charakteristisches Relief auf; genau so, wie die beiden Seitennischen der Muschelzone, Aulax und Sakter den Muschelwulst abgrenzen, so bilden sich zwischen den Eingängen in jeden Cribralsack mehr oder weniger starke Wülste, jedoch von ganz andrer Richtung als die wahre Muschel und die Rhachis. Das sind die bisher so ausführlich beschriebenen Riechwülste (Fig. 2). Entsprechend der transversalen Stellung der Cribralsäcke und ihrer Eingangslumina sind die Cribralwülste mehr oder minder senkrecht gestellt. Um nicht zu viel neue Termini einzuführen, will ich die Wülste Turbinalia nennen. Ich verstehe darunter aber nicht bloß die Oberfläche der zwischen je zwei Taschencingängen liegenden (auf Fig. 1 *b*, 11 *b*, 15 *b*, 19 *b* und 21 *b* sichtbaren) Wülste, sondern im Einklang mit Paulli (9) auch die Mesodermmassen, welche die Wülste stützen und als Scheidewände zwischen zwei benachbarten Säcken lateralwärts ziehen. Eine mittlere Zone dieser Zellenlagen verknorpelt und verknöchert später, um die Basallamellen zu bilden, welche von der lateralen Wand des Siebbeins vordringen und innerhalb eines Riechwulstes eingerollt sind. Während an den Modellen bloß die Wülste sichtbar sind, bedeutet der Terminus »Turbinale« auch die zugehörige, zwischen zwei Säcken liegende Basallamelle und zwar sowohl deren Skelettgrundlage als ihre Schleimhautbekleidung.

Bisher hat man die Riechwülste einfach nach ihrer Reihenfolge bezeichnet und mit Schwalbe (12) das Nasoturbinale als ersten Riechwulst, die übrigen als zweiten, dritten, vierten usw. Riechwulst gezählt (Fig. 2). Aber nachdem ich ihre Beziehung zu den Cribralsäcken nachgewiesen habe, empfiehlt es sich, statt der auch noch von Paulli (9) unverändert beibehaltenen Numerierung bestimmte Namen einzuführen. Das ist um so mehr notwendig, als es nicht angeht, die nebeneinander liegenden Riechwülste bei verschiedenen Arten ohne weiteres für homolog zu erklären, wie die spezielle Beschreibung weiter unten bezeugen wird. Indem ich für alle Wülste der lateralen Cribralwand den gemeinsamen Namen Turbinale verwende, gebe ich ihnen, welche morphologisch untrennbare Stücke der Cribralsäcke sind und niemals fehlen, dieselben Epitheta, wie den Säcken selbst, nämlich Proturbinale (*Pt*), Epiturbinale (*Et*),

Mesoturbinale (*Mst*), Paraturbinale (*Pat*), Metaturbinale (*Mtt*) (Taf. XI Fig. 1 *b*).

Die Riechwülste liegen stets am caudalen Rande jedes Sackeinganges, also trifft man bei einer Wanderung durch die Nasenhöhle von der Nasenöffnung her am Ende der Muschelzone den Eingang in das Procribrum, dann das Proturbinale, hierauf den Eingang in das kleine Epicribrum, dahinter das Epiturbinale usw. (Taf. XI Fig. 8, 9).

Die Synonymik mit Paullis (9) Nomenklatur, der die Zählung der Riechwülste am konsequentesten durchgeführt hat, ist leicht festgestellt. Das Pro- und Epiturbinale entsprechen dem medialen Ende der vorderen (*II'*) und hinteren (*II''*) Lamelle seines II. Endoturbinale = 2. und 3. Riechwulst (Textfig. 3, S. 464), das

Mesoturbinale	dem	medialen	Ende	des	III.	Endoturbinale	=	4.	Riechwulst
Paraturbinale	-	-	-	-	IV.	-	=	5.	-
Metaturbinale	-	-	-	-	V.	-	=	6.	-

Wenn ich fünf Cribralsäcke unterscheide, so stütze ich meine Behauptung auf die Analyse der Cribralregion von Säugetieren verschiedener Ordnungen (ausgenommen die Affen und den Menschen), welche ich auf Taf. XI, XII abgebildet habe. Da meine Beobachtungen bloß Embryonen, in seltenen Fällen kurz geborene Tiere betreffen, kann ich nicht entscheiden, ob später noch mehr als fünf Säcke gebildet werden. Das müssen neue Untersuchungen klären. Jedoch scheint mir die spätere Entfaltung des Cribrums mehr durch Differenzierung der typischen fünf Cribralsäcke, als durch Neubildung weiterer Seitensäcke gefördert zu werden. Die Cribralsäcke erfahren in der späteren Embryonalzeit eine feinere Gliederung, indem ihre Wand zu neuen, kleineren Seitentaschen gefaltet wird, zwischen denen natürlich neue Wülste, gestützt von Fortsätzen der knorpeligen Wand, einragen. Letztere entsprechen den Bildungen, welche Paulli Ectoturbinalia, andere Autoren verdeckte Riechwülste genannt haben.

Meine durchaus auf ontogenetischen Studien basierte Vorstellung von der Morphologie der Cribralregion ist teilweise schon von früheren Untersuchern vorweggenommen worden; nur haben diese den Gedanken nicht vollständig durchgeführt, weil sie die Entwicklungsgeschichte zu wenig beachteten. Zuerst hat O. Seydel, 1891, die ganz richtige Ansicht geäußert (13 a, S. 49): »Wenn man sich die eingerollten medialen Enden, d. h. die Riechwülste der Basallamellen fortdenkt, so würde die Regio olfactoria durch die Basallamellen in eine Reihe von Kammern geteilt, deren jede von vorn und von der

Seite des Septums her zugänglich ist.« Unzweifelhaft entsprechen diese Kammern direkt den eben beschriebenen Cribralsäcken und ihre Scheidewände (»die Basallamellen«) den Mesodermmassen, welche zwischen je zwei angrenzenden Cribralsäcken liegen.

Paulli (9) schildert im Jahre 1900 die gleiche Vorstellung mit etwas andern Worten: »In den beiden vom Plattensystem der Lamina perpendicularis, lateralis und terminalis umschlossenen Räumen werden die Seitenmassen des Siebbeins, das Labyrinth der Ethmoturbinalien, aus den obersten, dicken Teilen der Seitenplatten entwickelt. Die Ethmoturbinalien entstehen in Form parallel laufender, abgerundeter Wülste, die sich von der Lamina cribrosa auf der inneren Fläche der Seitenplatte hervorstrecken. In den Wülsten wird später ein unterstützender Knorpelstreifen gebildet, der mit den knorpeligen Sieb- und Seitenplatten zusammenwächst. Während der folgenden Entwicklung wächst jeder Wulst samt seinem Knorpelstreifen durch den einen Raum des Plattensystems gegen die Lamina perpendicularis und bildet nun eine transversal gestellte Platte, »das Ethmoturbinale« (Textfig. 3, S. 464 und Taf. XI Fig. 8, 9).

Die Ethmoturbinalplatten ziehen »radial geordnet durch den Raum des Plattensystems; von der Decke der Regio olfactoria strecken sich die oberen Lamellen vertikal nach unten, während die unteren sich von der Lamina transversalis emporheben«. Da nicht alle Ethmoturbinalia bis zum Septum reichen (Textfig. 3), unterscheidet Paulli die breitesten, d. h. die bis zum Septum reichenden Platten als Endoturbinalia (*I—V*). In den Zwischenräumen zwischen den Endoturbinalien liegen schmälere Ethmoturbinalien (1—13) (er nennt sie Ectoturbinalia), welche erst nach Entfernung der Riechwülste zum Vorschein kommen.

Indem Paulli Ectoturbinalien und Endoturbinalien streng auseinander hielt, hat er am knöchernen Siebbein eigentlich schon die Grenzen der verschiedenen Cribralsäcke erkannt; denn die Endoturbinalien entstehen aus den Mesodermmassen zwischen den fünf Hauptsäcken, die Ectoturbinalien aus den Mesodermmassen zwischen den kleineren Nebentaschen derselben.

6. *Das Cribrum von Ovis aries.*

Fig. 1 *a*, *b*, *c*, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 und 9.

Nach der allgemein orientierenden Charakteristik will ich das Cribrum des Schafes beschreiben, weil ich es am genauesten untersucht habe, teils an Schnittserien durch Embryonen von 3,0, 3,9, 4,0,

4,2, 5,0, 6,0, 17,5 und etwa 35 cm Schnauzen-Steißlänge (letzterer mit 7 cm Schnauzen-Scheitellänge) und an Köpfen von fast geburtsreifen und ausgewachsenen Schafen.

Meine Schilderung geht am besten von dem Rekonstruktionsmodell des linken Cribrums eines 4,2 cm langen Schafembryos aus, welches Beecker (2) im 31. Bd. dieses Jahrbuches (Taf. XXIV Fig. 38 *a* und *b* und S. 601—602) abgebildet und vorläufig besprochen hat, hauptsächlich, um den besonderen Stilcharakter der Säugetiere in ein helleres Licht zu rücken.

Von der eingehenden Analyse dagegen mußte er absehen, weil ihm andre Entwicklungsstadien fehlten. Doch hat der Vergleich mit den später von mir ausgeführten Rekonstruktionsmodellen gezeigt, daß gerade dieses Modell die beste Übersicht über die Cribralregion bietet.

Die allgemeine Form des Cribrums ist an den Fig. 1 *a*, *b* und *c* der Taf. XI ohne weiteres zu erkennen. Bei der Ansicht von der Dorsalseite fallen auch die Hauptcribralsäcke und ihre Größenunterschiede deutlich in die Augen und die Fig. 1 *b* im Zusammenhalt mit Fig. 1 *a* zeigt die Lage der Riechwülste jeweils am caudalen Rande jeder Sacköffnung.

Das Procribrum zeichnet sich durch mächtige Entfaltung und Gliederung vor allen übrigen aus; denn es ist nicht eine einfache Blase, sondern in viele kleinere Taschen und Nischen gebuchtet. Um die stilistische Ordnung des scheinbaren Gewirres derselben zu erkennen, ist es notwendig, Querschnittsbilder zu Hilfe zu nehmen (Fig. 3—6). Diese lehren ohne weiteres, daß das Procribrum drei periphere Nebentaschen besitzt, von welchen eine dorsalwärts, die zweite lateral und die dritte ventral gerichtet ist. Wie die Abbildung und Beschreibung andrer Modelle zeigen wird, ist der Besitz von drei Nebentaschen ein gewöhnlich erscheinender Formcharakter des Procribrums (bloß beim Ameisenfresser und der Maus fand ich statt drei nur zwei Hauptnebentaschen). Da die Ursprungsstellen derselben in dorso-ventraler Richtung untereinander liegen, will ich sie einfach nach ihrer Lage als Bursa dorsalis, externa und ventralis bezeichnen. Die Seitenansicht des Modells (Fig. 1 *a*) zeigt sehr schön, daß die Taschen ein klein wenig verschoben sind; die tiefste Tasche (Bursa ventralis) steht am weitesten caudal, die höchste (Bursa dorsalis) am weitesten oral. Diese kleine Unregelmäßigkeit verleiht dem Procribrum selbst einen hohen Grad künstlerischer Anmut und Eleganz.

Die Wand der drei typischen Taschen erscheint an dem Modell durch schmale, aber tief einschneidende Buchten getrennt. Das könnte die Vorstellung erwecken, als lägen hier wirkliche Hohlräume außerhalb der Wand des Procribrums. Ich will daher nochmals daran erinnern, daß das Modell insofern eine Abstraktion der Wirklichkeit ist, als es die Epithelwand ohne das stützende Mesoderm darstellt. Am embryonalen Kopfe aber sind die scheinbaren Lücken der Außenfläche des Modells durch Gewebsmassen mesodermaler Herkunft ausgefüllt. Daher muß sich der Leser alle Räume zwischen den Cribralsäcken und ihren Nebentaschen als solide Scheidewände und den Nasenschlauch selbst von Bindegewebe ganz umhüllt denken.

Wenn man statt von außen, wie wir es bisher taten, die Wand des Procribrums von innen her, d. h. von der Lichtung aus betrachtet (Fig. 4 und 5), so sieht man die Stellen zwischen den Eingängen in die drei Bursae stärker vorgewulstet. Das sind die verdeckten Riechwülste (Zuckerkandl) oder Ectoturbinalia (Paulli). Dieselben setzen sich ohne Grenze in die Wand der benachbarten Nebentaschen fort. Daher liegt ein Wulst, beziehungsweise die seine Masse bedeckende Ektodermschicht und ein mesodermaler Keil zwischen der Bursa dorsalis und externa als Ectoturbinale dorso-externum, kurzweg Ectoturbinale *A*, ein zweiter Wulst zwischen der Bursa ventralis und externa als Ectoturbinale ventro-externum, kurzweg Ectoturbinale *B*. Zwischen der Bursa dorsalis und dem eine Strecke weit auf das Cribrum fortgesetzten Dorsalgrat des Sakters liegt ebenfalls eine Mesodermlamelle, die wulstartig den dorsalen Rand des Eingangs in das Procribrum deckt, das ist das hinterste Ende des Nasoturbinale. Die drei Bursae dorsalis, externa und ventralis werden an ihrem peripheren Gewölbe nochmals gefurcht (Fig. 4), so daß in ihre Höhle je ein kürzerer Wulst einragt und jede Tasche in zwei kleine Nischen abteilt. Als sonderbare Stileigentümlichkeit aller dieser Taschen und Nischen hebe ich ihre sagittale, dem Nasenseptum mehr oder weniger parallele Richtung hervor (Fig. 1 *a*). Dadurch erhalten die Seitenräume eine gewisse Ähnlichkeit mit den gleichfalls sagittal orientierten Nebennischen der Muschelregion, der Aulax und dem Saktergesimse.

Die vom Lumen der Nasenhöhle in das Procribrum führende dreieckige Öffnung (Fig. 1 *b*) ist zwar sehr groß, aber es ist recht schwer, sich davon durch Betrachtung der Abbildung allein zu über-

zeugen, weil das Proturbinale am caudalen Rande der Öffnung sehr stark entfaltet in die Sakterhöhle der Muschelregion vorwächst und dadurch die procribrale Eingangsspalte deckt. Der vordere Rand der Spalte geht ohne scharfe Grenze in die seitliche Sakterwand über. Der obere Rand wird vom Nasoturbinale und der untere, beziehungsweise hintere Rand von dem Proturbinale begrenzt, das in einem Winkel von etwa 45° gegen den harten Gaumen gestellt ist.

Der mittlere Cribralsack, das Mesocribrum (*Msc*, Fig. 1 *a*, 1 *c*), ist gleichfalls gekammert, jedoch in geringerem Grade als das Procribrum. Man kann nur zwei durch einen größeren Wulst (Ectoturbinale) getrennte Seitentaschen (Fig. 1 *c*) wahrnehmen, von denen die oral gelegene durch zwei, die caudal gelegene durch einen kleineren Kamm (Ectoturbinalia lateralia) in drei, beziehungsweise zwei kleinere Nischen geteilt wird. Diese beiden Seitentaschen sind denen des Procribrums im allgemeinen parallel gerichtet und bilden mit dem Gaumendache einen Winkel von etwa 45°.

Der hinterste der drei Haupteribralsäcke, das Metacribrum (*Mtc*, Fig. 1 *a*, 1 *c*), ist am einfachsten. Er entbehrt vorerst sekundärer Seitentaschen und biegt sich augenscheinlich aus Platzmangel caudalwärts, so daß seine Lichtung dem Lumen der Nasenhöhle parallel steht.

Das Epicribrum wird von dem mächtigen Procribrum und Mesocribrum stark überwuchert, daher ist es an der Seitenansicht (Fig. 1 *a*) schwer zu sehen. Doch an der Dorsalansicht (*Ec*, Fig. 1 *c*) überzeugt man sich leicht von dessen Existenz und seiner verhältnismäßig ansehnlichen Länge in schräg dorso-ventraler Richtung. Es ist ein einfacher, unverzweigter Sack, der parallel den übrigen Säcken steht. Ebenso wird das Paracribrum (*Pac*), ein noch viel kleinerer Sack, von dem Meso- und Metacribrum verdeckt.

An der Innenseite (Fig. 1 *b*) fallen fünf Endoturbinalia, das Pro-, Epi-, Meso-, Para- und Metaturbinale oder eigentlich drei Gruppen von Endoturbinalwülsten auf. Das Pro- und Epiturbinale stellen die erste Gruppe, das Meso- und Paraturbinale die zweite Gruppe und das Metaturbinale für sich allein die letzte vor. Das rührt daher, daß der Eingang in die stark verästelten Säcke des Pro- und Mesocribrums weiter ist als die Eingänge in die übrigen Säcke und von stärkeren Randwülsten flankiert wird.

Darum erscheint das Epiturbinale, der hintere Randwulst des kleinen Epicribrums mehr wie ein Anhängsel des mächtigen Protur-

binale und das Paraturbinale, der hintere Randwulst des kleinen Paracribrums, mehr wie ein Anhängsel des kräftigeren Mesoturbinale. Wenn man die fünf Cribralwülste genau betrachtet, überzeugt man sich von der Notwendigkeit, das Nasoturbinale nicht mit ihnen in eine Gruppe zu vereinigen; denn dasselbe liegt an einer andern Zone der lateralen Nasenwand und hat auch eine ganz andre Richtung. Das scheint mir ein weiteres Moment zugunsten des nomenklatorischen Vorschlags zu sein, es überhaupt nicht Nasoturbinale, sondern Rhachis zu nennen.

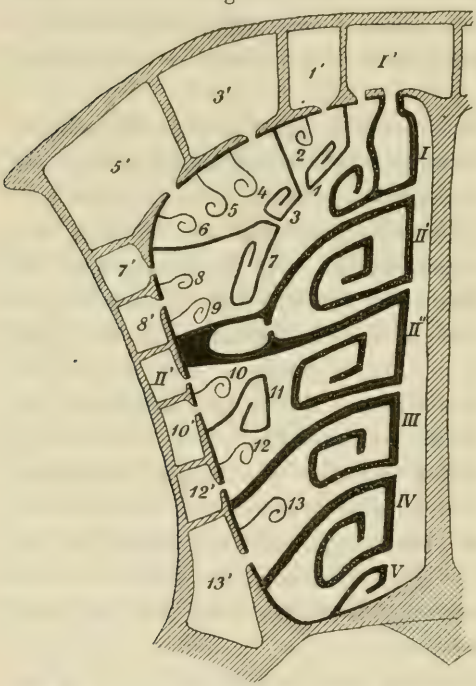
Zum Schluß will ich noch darauf hinweisen, daß die Aulax und das Saktergesimse an die unterhalb des Cribrums liegende Zone des Nasenschlauches caudalwärts ziehen. Die Aulaxnische endet ungefähr in der Mitte des Cribrums, das Saktergesimse reicht bis zum hinteren Choanenrand.

Das Cribrum ist allseitig von den Knorpelmassen der Ethmoidalregion umhüllt, natürlich viel vollständiger als die Muschelzone, weil der Choanengang in einem tieferen Niveau liegt. Der von dem vertikalen Septum seitwärts liegende Knorpelmantel der dorsalen und lateralen Cribralwand ladet wegen der lateralen Entfaltung der Cribralsäcke mächtig nach der Seite aus. Ich habe den Knorpelmantel des 4,2 cm großen Schafembryos in Wachs rekonstruiert und gebe die Innenansicht des Modells in Fig. 2 wieder. Die Innenfläche des Knorpelmantels spiegelt das negative Relief der Cribralzone des Nasenschlauches (Fig. 1 *a*). Beim Studium der Modelle überzeugt man sich, daß die Knorpellamellen zwischen den Haupteribralsäcken vordringen und schmälere Knorpelzungen zwischen den Seitentaschen der Hauptsäcke. Es ist daher überflüssig, die Einzelheiten zu beschreiben. Zudem erläutern die Transversalschnitte durch das Cribrum (Fig. 8, 9) die enge Beziehung zwischen dem Knorpelgerüst und den Hauptsäcken ohne weiteres.

Mit dem Wachstum des Embryos kompliziert sich der cribrale Abschnitt des Nasenschlauches, indem, abgesehen von der Vergrößerung der Hauptsäcke, an den Seitentaschen neue kleinere Seitennischen auftreten. Obwohl ihre Zahl nicht sehr groß ist, empfangen diese Nebenbuchten eine sehr mannigfache Krümmung und Biegung, so daß es außerordentlich schwer ist, in dem cribralen Labyrinth geburtsreifer oder junger Schafe die Orientierung zu behalten. Das vergleichende Studium der Querschnittsserien hat mir jedoch das Wesen des verwickelten Prozesses in verhältnismäßig rascher und bequemer Weise enthüllt. Ich habe zwar auch einige

Wachsmodelle von älteren Embryonen entworfen, allein die enge Lagerung der enorm gebuchteten Cribraltaschen verbietet es, sie abzubilden, noch weniger könnte der Leser an den Abbildungen solcher Modelle sich zurecht finden. Ich halte es daher für das beste, die fortschreitende Vergrößerung der Cribralsäcke an schematischen Querschnitten (Fig. 3—7) durch das Procribrum zu erläutern, an welchen die homologen Räume mit den gleichen Farben bezeichnet sind und zwar die Bursa dorsalis blau, die Bursa externa schwarz und die Bursa ventralis rot. Die in ähnlicher Weise erfolgenden Vorgänge am Meso- und Metacribrum bedürfen keiner ausführlichen Beschreibung. Um an einer Figur das Verhalten sämtlicher drei Seitentaschen zu zeigen, muß man passende Querschnitte der etwas verschoben hintereinander stehenden Seitenräume durch verschiedene Zonen des Procribrums bei gleicher Vergrößerung aufeinander zeichnen. Jeder wird ohne weitläufige Darstellung das Auftreten von neuen Seitenbuchten, sowie ihre Vergrößerung und weitere Aussackung in jedem älteren Stadium begreifen, wenn er die Fig. 3—7 der Taf. XI nebeneinander betrachtet.

Fig. 3.



Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle eines Schafes, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel. *I—V* Endoturbinalia; *1—13* Ectoturbinalia; *1'*, *1'—13'* pneumatische Räume. Nach S. Paulli. Synonymik siehe oben S. 458.

Man erkennt dann zugleich, wie die Wucherung der Mesodermhülle und des Knorpelmantels gleichen Schritt mit der Ausbildung der sekundären und tertiären Buchten halten. Durch die Farbenbezeichnung ist ferner leicht ersichtlich, daß die starke Komplikation des Procribrums bei dem ältesten Schafembryo (Fig. 7) schon bei wesentlich jüngeren Embryonen (Fig. 5, 6) angedeutet ist. Der Transversal-

schnitt (Fig. 9) durch das Cribrum eines Schafembryos mit 17,2 cm Schnauze-Steißlänge und 5 cm Schnauze-Stirnlänge wurde beigegeben, um die nach derselben Weise erfolgende Differenzierung des Meso- und Metacribrums zu belegen; auch das Epicribrum hat schon mehrere Seitenbuchten gebildet.

Da das unterliegende Binde- und Knorpelgewebe bei der Verzweigung der Cribraltaschen in Mitleidenschaft gezogen wird, so steigert das Fortschreiten des Prozesses notwendigerweise die Zahl der Ectoturbinalien und die Basallamellen werden mit zahlreichen sekundären Blättern besetzt. S. Paulli (9, S. 223) hat das schließliche Resultat an 22 Schafköpfen geprüft und durch die nebenstehende Textfig. 3 illustriert.

Der Querschnitt Fig. 10 erläutert die ähnliche, aber in etwas andrer Richtung verlaufende Differenzierung der Seitentaschen am Procribrum des Schweines. Während beim Schaf zwei Taschen, die Bursa externa und ventralis, mehr lateralwärts entfaltet sind, sind die drei Taschen des Procribrums beim Schwein in dorso-ventraler Richtung aufgestellt, so daß die Lichtungen der Bursa dorsalis und ventralis einander fast parallel laufen. Diese Anordnung hängt mit der Gestalt des definitiven Schädels zusammen, dessen Orbitalregion beim Schwein viel schmäler gestaltet ist als beim Schafe.

7. *Das Cribrum von Felis domestica.*

2,4 cm Schnauze-Stirnlänge.

Fig. 11 *a*, *b*, 12, 13 und 14.

Das Cribrum eines Katzenembryos (Fig. 11 *a* und *b*) zeigt große Ähnlichkeit mit dem Cribrum des Schafes, was die Anordnung der drei Hauptabschnitte und die Differenzierung der einzelnen Partien betrifft. Auf der Außenansicht (Fig. 11 *a*) ist die Ausdehnung von Pro-, Meso- und Metacribrum deutlich und ebenso klar auf der Innenansicht (Fig. 11 *b*) die Ausdehnung von Pro-, Epi-, Meso- und Metaturbinale. Die einzelnen Cribralsäcke erscheinen weniger gefällig, d. h. plumper als beim Schaf. Das rührt daher, daß bei der Katze — auch in älteren Stadien — die Teilung in sekundäre und tertiäre Taschen keinen so hohen Grad erreicht.

Wenn wir nun die Formen im einzelnen betrachten, so finden wir, daß die Rhachis vom Gesimsgrat ebenso entfernt liegt, wie beim Schaf. Der ventral divergierende Gesimsgrat aber ist stark aufgebläht und endet ungefähr in der Mitte der Cribralzone. Das Pro-

cribrum ist bedeutend größer als Meso- und Metacribrum zusammen und auffallend stark dorsal gerichtet, so daß es den caudal jäh abfallenden Dorsalgrat weit überragt. Es besitzt drei große Seitentaschen, Bursa dorsalis, externa und ventralis. Das Gewölbe aller drei Bursae zeigt eine auffallende Neigung zu stempelförmiger Verbreiterung (vgl. den Querschnitt Fig. 12, 13), das der Bursa ventralis ist bereits in zwei sekundäre Nischen geteilt. Das sehr kleine Epicribrum liegt verdeckt hinter dem Procribrum (Fig. 14). Das Mesocribrum besitzt zwei große Taschen, deren hintere medianwärts noch eine ziemlich beträchtliche Nebennische bildet. Das Metacribrum ist äußerst einfach und verläuft in lateral-caudaler Richtung.

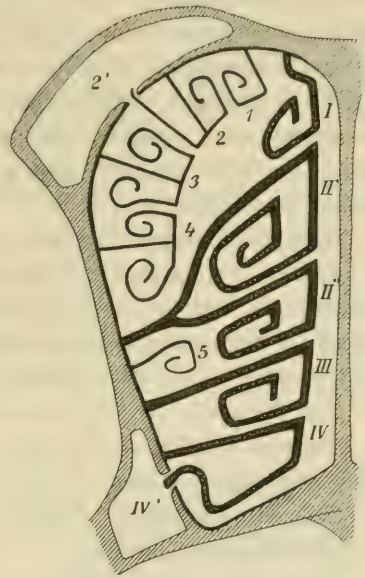
Die Riechwülste an der inneren Cribralwand (Fig. 11 *b*) repräsentieren sich ebenfalls plumper und nicht so regelmäßig gestellt, wie beim Schaf. Wie ich an älteren Objekten bemerkte, gleicht sich das später wieder aus. Der sehr hoch dorsal liegende Eingang in das Procribrum, eine schmale, schräg sagittal verlaufende Spalte, wird von dem großen Proturbinale flankiert. Der Eingang ins seichte Epicribrum ist weit und von dem kräftigen Epiturbinale begrenzt. Dann folgt das Mesoturbinale von auffälliger Breite, wahrscheinlich, weil der Paracribralsack nicht ausgebildet ist. Daher schließt sich dem Mesoturbinale direkt das Metaturbinale an. Während beim Schaf (Fig. 1 *b*) der Dorsalgrat erst hinter dem Epiturbinale rasch ventralwärts abfällt, tritt dies bei der Katze (Fig. 11 *b*) schon in der Mitte des Proturbinale ein, eine kurze Strecke mit geringer Neigung, weiter hinten in stärkerem Maße. Dadurch ragt das Procribrum der Katze viel weiter dorsal über den benachbarten Teil des Dorsalgrates.

Da bis zu der Stelle, wo sich das Mesocribrum ausbuchtet, der Dorsalgrat schon bedeutend abgefallen ist, so besteht zwischen Pro- und Mesocribrum ein starker Absatz. Wahrscheinlich hängt die geringe Entwicklung des Meso- und Metacribrums mit der mächtigen Ausbildung des Auges zusammen.

Da sowohl das Nasoturbinale, als auch das Maxilloturbinale weniger weit caudalwärts reichen als beim Schaf, ist die laterale Wand des Cribrums viel höher und daher auch die Längenausdehnung der Cribraltaschen bei der Katze etwa doppelt so groß als ihre Breite. Der Querschnitt durch das Procribrum eines jüngeren und älteren Katzenembryos (Taf. XII Fig. 12, 13), sowie der Transversalschnitt durch das ganze Cribrum erläutern die Teilung in die (Taf. XI Fig. 14) Bursa dorsalis, externa und ventralis und

deren Neigung, sich in je zwei Nebenbuchten zu teilen. Die nebenstehende Textfigur, welche Paullis (9, S. 502) Abhandlung entnommen ist, beweist, daß der Faltungsprozeß nicht stärker fortschreitet. Paulli gibt in der procribralen Höhle auch vier Ectoturbinalia an, zwei derselben, Nr. 2 und 3, werden den Knorpelzungen zwischen der Bursa dorsalis (blau), externa (grau), ventralis (rot) entsprechen, das Ectoturbinale 4 der Knorpelzunge zwischen den Buchten der Bursa ventralis (rot), und Ectoturbinale 1 wird wahrscheinlich zwischen die beiden Buchten der Bursa dorsalis (blau) später eingeschoben werden.

Fig. 4.



Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle der Hauskatze, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel. Nach S. Paulli.

8. *Das Cribrum von Didelphis azarae.*

2,9 cm Stirn-Schnauzenlänge.

Fig. 15 *a*, *b*, *c* und 16.

Zuerst will ich auf die große Ähnlichkeit des Cribrums mit dem des Schafes und der Katze hinweisen, welche durch die regelmäßige Reihung der Cribraltaschen hintereinander und ihre rhythmische Größenabnahme ausgesprochen ist. Das Gleiche gilt für die Riechwülste der Endoturbinalien an der Innenfläche. Dann fällt aber (Fig. 15 *a*) das eigentümlich stempelartig verbreiterte, mehr oder weniger ovale Gewölbe aller Cribraltaschen auf, wie es schon bei der Katze angedeutet ist. Der Eingang in das Procribrum (Fig. 15 *b*) ist dorsoventral sehr groß. Er reicht fast bis an die Muschel und wird im unteren Zweidrittel von dem ersten Riechwulst, Proturbinale bedeckt. Dorsal liegt die Öffnung ziemlich frei und man sieht daraus ein großes Ectoturbinale ragen. Das Procribrum (Fig. 15 *a* und 16) zerfällt in drei große Seitentaschen, Bursa dorsalis, externa und ventralis, deren Gewölbe außerordentlich breit gestaltet ist. Man hat den Eindruck, als ob die drei Taschen von der Seite gegen die

Medianebene komprimiert wären und darum nicht so zierlich wie beim Schaf und bei der Katze abstehen.

Das Epicribrum (Fig. 15 *a* und *c*), das beim Schaf gar leicht übersehen werden kann, ist mächtiger entwickelt als bei allen andern von mir untersuchten Tieren und in zwei sekundäre Taschen von ansehnlicher Größe geteilt. Die hintere derselben liegt frei. Sie ist auf der Seitenansicht (Fig. 15 *b*) direkt wahrzunehmen. Die vordere (Fig. 15 *c*) dagegen schiebt sich oral an den Stiel des Procribrum heran und wird deshalb von letzterem ganz verdeckt, sowie von Knorpel so sehr umhüllt, daß sie im Skelett des Proturbinale eingeschlossen liegt (Fig. 16).

Das Mesocribrum (Fig. 15 *a* und *c*) ist verhältnismäßig einfach. Es hat zwei Seitennischen, deren vordere direkt lateral gestellt ist, während die hintere nach rückwärts ragt und sich lateralwärts biegt, so daß ihr verbreitertes Ende sich zwischen die übrigen in Reih und Glied stellen kann. Das Paracribrum ist nicht angelegt.

Das Metacribrum (Fig. 15 *a* und *c*) läuft schräg rückwärts gleich der hinteren Tasche des Mesocribrums als ein einfacher, schmaler Blindsack, dessen Blindende sich medial-oralwärts umbiegt und in der Tiefe ein verdecktes Säckchen bildet, das nur an dem Modelle, nicht im Bilde sichtbar ist.

Wenn wir jetzt das Cribrum von der Lichtung aus (Fig. 15 *b*) betrachten, so sehen wir die Turbinalia in derselben regelmäßigen Anordnung hintereinander liegend wie die Cribraltaschen. Das Proturbinale ist ein großer, dreiseitig pyramidenförmiger Riechwulst; Epiturbinale, Meso- und Metaturbinale nehmen gleichmäßig an Größe ab und legen sich dachziegelartig übereinander. Sie sind nämlich alle von seitlich komprimierter, unregelmäßig kegelförmiger Gestalt.

Zwischen Epi- und Mesoturbinale wird (jedoch nur am Modelle) ein ziemlich großes Ectoturbinale sichtbar, welches die beiden Seitennischen des Mesocribrums trennt.

9. *Das Cribrum von Arvicola arvalis.*

1,6 cm Steiß-Schnauzenlänge.

Fig. 17 *a*, *b* und 18.

Das Modell zeigt vier Hauptsäcke von geradezu schematischer Einfachheit. Das Procribrum hat zwei große Seitentaschen (Fig. 17 *a*), deren untere aber schon die künftige Teilung andeutet. Ihr Eingang (Fig. 17 *b*) ist durch das mächtige, kegelförmige Proturbinale fast ganz verdeckt. Das Epicribrum, ein kleiner Blindsack, liegt

verdeckt zwischen Pro- und Mesocribrum. Ein kleines Epiturbinale (Fig. 17 *b*) umsäumt seinen hinteren Eingangsrand. Einfach ist das Mesocribrum; es hat nur zwei verhältnismäßig große, sekundäre Taschen. Das Metacribrum ist ungeteilt. Ebenso einfach ist das Meso- und Metaturbinale.

Ich gebe einen Querschnitt durch das Procribrum (Fig. 18) bei, um die Lage der beiden Seitentaschen und zugleich meine Vermutung zu illustrieren, daß die untere Tasche sich späterhin in eine Bursa externa (grau) und Bursa ventralis (rot) teilen wird.

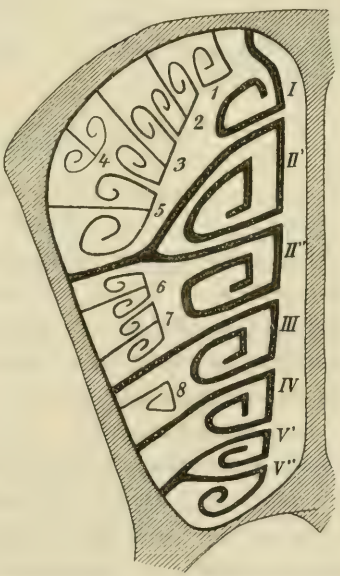
10. *Das Cribrum von Myrmecophaga didactyla.*

11,3 cm Steiß-Schnauzenlänge und 2,4 cm Stirn-Schnauzenlänge.
Fig. 19 *a*, *b* und 20.

Das Cribrum des jungen Tieres zeigt einen ganz eigenartigen Stilcharakter, wenn auch die einzelnen Abschnitte ebenso deutlich nachzuweisen sind, wie bei den bisher besprochenen Tieren.

Die Cribralsäcke (Fig. 19 *a*) sind flach und breit und enthalten durchweg weite Räume, im Gegensatz zu der engen Lichtung der Cribralsäcke bei den bisher untersuchten Arten. Auch die Eingänge (Fig. 19 *b*) sind lang und weit. Die vier Cribralsäcke (Fig. 19 *a*) sind dorso-ventral langgestreckt, ja die Höhe der hinteren Taschen nimmt im Gegensatz zu dem Verhalten der bisher besprochenen Modelle bedeutend zu. Das ganze Cribrum läuft eben nicht dreieckig spitz nach hinten, sondern dehnt sein caudales Blindende enorm dorso-ventral. Darum sind Meso- und besonders Metacribrum hohe, halbmondförmige Taschen.

Fig. 5.



Myrmecophaga jubata. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel. Nach S. Paulli.

Das Procribrum zeigt zwei große, weite Seitentaschen (Fig. 20), die durch ein mäßig hohes Ectoturbinale getrennt sind. Durch die plumpe Gestalt der Seitentaschen und das breite Gewölbe derselben

wird man an die Form des Procribrums beim *Oppossum* erinnert, aber zugleich erkennt man den Unterschied, daß statt drei Bursae nur zwei vorhanden sind. Trotz vieler Mühe ist es mir nicht gelungen, die Homologie der Seitentaschen bei beiden Tierarten zu ergründen. Ich lasse es daher unentschieden, ob die obere Tasche bei *Myrmecophaga* (Fig. 20) der Bursa dorsalis oder der Bursa dorsalis + externa des *Oppossum* entspricht. Wie die beistehende Textfig. 5 von Paulli bezeugt, wird die Procribralhöhle später noch stärker gebuchtet, so daß fünf Endoturbinalien einragen. Mangels älterer Stadien kann ich über die Homologie nichts aussagen. Das Proturbinale (Fig. 19 *b*) ist ein seitlich stark komprimierter, kegelförmiger Wulst, der ziemlich weit in die Muschelzone reicht. Das Epicribrum ist seicht, aber deutlich abgegrenzt und sehr langgezogen. Das Pro- und Mesocribrum schieben sich aber so nahe zusammen, daß an der Seitenansicht des Modells nur sein oberer Rand sichtbar wird. Das Epiturbinale ist ein langgezogener, rundlicher Wulst. Das Mesocribrum ist eine weite, langgestreckte Tasche, deren Gewölbe durch ein schwaches Ectoturbinale in zwei Seitentaschen getrennt ist. Hinter dem sehr scharf geschnittenen Mesoturbinale liegt das einfache, aber sehr lange und flache Metacribrum. Das Metaturbinale ist nicht hoch.

11. *Das Cribrum von Talpa europaea.*

2,75 cm Schnauze-Steißlänge.
Fig. 21 *a*, *b*, 22 und 23.

Das letzte meiner Rekonstruktionsmodelle, das linke Cribrum von *Talpa europaea*, ist ein sehr einfaches Gebilde. Es zeigt die Hauptsäcke in typischer Weise wie das Modell von der Feldmaus. Doch finden wir an ihnen eine reichere Gliederung, die etwas an die des embryonalen Schafes erinnert.

Das Procribrum (Fig. 21 *a*) zeigt seine drei typischen Seitentaschen, Bursa dorsalis, externa, ventralis. Der Eingang (Fig. 21 *b*) ist wie bei *Arvicola arvalis* durch ein großes, stumpfes Proturbinale zu einem Spalt verengt. Hinter dem Procribrum folgt das Epicribrum, ein einfacher, schmaler Sack mit ziemlich weitem Eingang. Dorsal lehnt sich das Epicribrum an das Mesocribrum an. Das Mesocribrum zeigt drei Seitentaschen. Sein Eingang ist durch das breite Mesoturbinale flankiert. Das Paracribrum fehlt. Das Metacribrum bildet einen einfachen, schmalen, ziemlich langen Sack.

12. *Die pneumatischen Nebenhöhlen (Sinus) des Cribrums.*

Nach der allgemeinen Beschreibung der Modelle erübrigt die Schilderung der pneumatischen Nebenhöhlen oder Sinus, auf welche S. Paulli durch eine ganz hervorragende Untersuchung (9) die Aufmerksamkeit gelenkt hat. Da Paulli deren Ursprungsort, Lage und Ausdehnung bei einer sehr großen Anzahl von Säugetieren vorzüglich festgestellt hatte, bemühte ich mich, gewissermaßen zur Ergänzung seiner Angaben, die Entwicklungsgeschichte der Nebenhöhlen zu verfolgen. Aber bald mußte ich einsehen, daß dazu ein außerordentlich reichliches Material sowohl an Embryonen als von Individuen der verschiedensten Jugendstadien notwendig ist. In Ermangelung desselben dürfen die folgenden Angaben nur den Wert einer vorläufigen Mitteilung beanspruchen.

Ich schicke meinen Betrachtungen die Definition der lufthaltigen Sinus voraus, welche S. Paulli gegeben hat: Die pneumatischen Höhlen entstehen als kleine, wohlabgegrenzte, leere Ausstülpungen der Nasenschleimhaut. Sie bilden Räume, die sich von der Nasenhöhle ganz emanzipieren und mit ihr später durch scharfbegrenzte, meist kleine Öffnungen kommunizieren. Die Vergleichung dieser Räume bei verschiedenen Säugetieren muß, wie Schwalbe (12) schon richtig betont hat, auf die Lage der Öffnungen basiert werden, d. h. auf die Punkte der Nasenhöhlenwand, von denen die Sinus entwickelt worden sind. Homolog liegende Ausfaltungspunkte zeigen homologe pneumatische Räume an. Alle übrigen Verhältnisse, z. B. die Ausbildung der Höhlen in den Knochen haben für die Vergleichung keine Bedeutung.

Zuerst will ich den vordersten Sinus maxillaris, die Kieferhöhle, besprechen. Sie findet sich nach Paulli (9, S. 555 und 556) konstant bei allen Placentaliern (ausgenommen die Pinnipedier) und fehlt nur ganz wenig Arten innerhalb sehr verschiedener Ordnungen Hauptsächlich im Oberkiefer liegend verlängert sie sich meistens in mehrere Knochen des Schädels (Jugale, Palatinum, Lacrymale, Nasale, Frontale, Prae- und Basisphenoid). Sie wird im mittleren Gang der Nasenhöhle an der Grenze zwischen dem Nasoturbinale und der Seitenplatte des Siebbeins entwickelt, so daß ihre Eingangsöffnung von bogenförmigen Ausschnitten beider Knochen umrahmt ist.

Nach diesen Angaben muß der Sinus maxillaris ein Produkt des Cribrums sein; denn seine Bildungsstätte liegt hinter dem Naso-

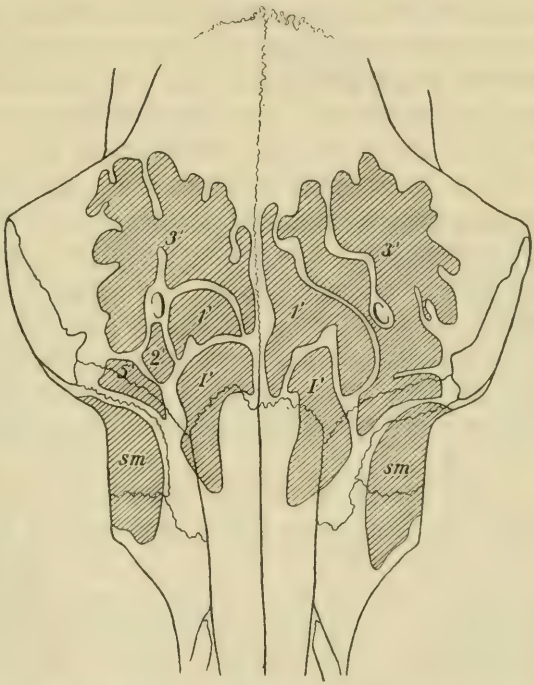
turbinale, d. h. hinter der Muschelzone. In der Tat entsteht er aus dem Procribrum als ein ovaler, etwas hakenförmig ventral gekrümmter Nebensack, den ich bisher nicht weiter besprochen habe. Bei allen von mir untersuchten Arten ist die orale Wand des Procribrums wie ein schmaler, oralwärts vorspringender, hohler Kamm gestaltet, der einer Verlängerung der Bursa dorsalis zu vergleichen wäre, wenn sich an ihm Ectoturbinalfalten entwickeln würden, und wenn der Hohlkamm nicht unterhalb der procribralen Seitentaschen und unabhängig von ihnen ventral herabsteigen und sich mehr oder weniger weit caudalwärts aufblähen würde. Ich werde diesen Seitenraum kurzweg Sinus maxillaris nennen, obwohl ich sein weiteres Schicksal nicht verfolgt habe und eine Korrektur durch spätere, genaue Studien nicht ausgeschlossen erscheint. Denn er liegt gerade an der Stelle, welche durch Paullis Beschreibung genauer bekannt wurde, nämlich hinter dem Nasoturbinale und vor dem oralen Rande der Seitenplatte des Siebbeines. Er ist unzweifelhaft ein Produkt des Procribrums, weil er mit dessen Höhle direkt zusammenhängt und weil seine Lichtung durch den Eingangsspalt des Procribrums zugänglich ist.

Bei *Didelphis azarae* (Fig. 15 *a*) setzt sich der Sinus durch eine kleine Einknickung von der Bursa dorsalis ab und entwickelt sich unterhalb der Bursa externa und ventralis zu einem plumpen, großen Hohlsack. Bei *Myrmecophaga didactyla* (Fig. 19 *a*) zeigt der Sinus ähnliche Gestalt; er bildet einen mächtigen Hohlsack. Bei *Arvicola arvalis* (Fig. 17 *a*) ist der Sinus maxillaris eine hohe, schmale, energisch gebogene und etwas schräg gestellte Tasche. Oral von ihr fällt eine kleine Nische in der Sakterwand auf, deren Bedeutung und Homologie ich nicht feststellen konnte. Bei *Felis domestica* (Fig. 11 *a*) ist der Sinus maxillaris des Procribrums schmal und unansehnlich. Er steigt zu einem caudal spitzgeschlossenen Seitenwulst des Nasenschlauches herab, der beim ersten Anblick an den Hohlsack des Sinus maxillaris vom *Oppossum* und Ameisenfresser erinnert. Aber die Betrachtung von innen her zeigt, daß die Ausbuchtung noch zum Sakter gehört; denn sie liegt ventral unterhalb der Procribralöffnung. Durchaus abweichend von den bisher geschilderten Verhältnissen ist der Befund beim Schaf (Fig. 1 *a*). Hier hängt der Sinus maxillaris als eine langstielige, birnförmige Blase an der Seitenwand des Nasenschlauches vor dem Procribrum. Es ist ganz unmöglich, eine engere Beziehung zum ersten Cribralsacke nachzuweisen. Neue Untersuchungen bei andern Wiederkäuern und Huf-

tieren müssen die Frage entscheiden, ob der Sinus maxillaris der Huftiere und der übrigen von mir geprüften Säugetiere homolog ist, oder ob hier eine ganz eigenartige, stilistische Differenzierung vorliegt.

Die Bildung der übrigen Sinus habe ich bloß beim Schaf bruchstückweise verfolgen können. Da meine Beobachtungen die Angaben Paullis bestätigen, schicke ich seine Beschreibung voraus (9, S. 224 u. 225). »Von der Regio olfactoria geht ein System von pneumatischen Räumen hervor, deren kleine, abgerundeten und ovalen Öffnungen in den Zwischenräumen zwischen den Basallamellen liegen. Die Höhlen breiten sich im Fornix cranii und in medialer Orbitalwand aus und ihre Ursprungsteile sind in typischer Weise angeordnet: im Fornix liegt die eine Höhle lateral von der andern, in medialer Orbitalwand die eine unterhalb der andern, aber während der folgenden Ausbreitung der Höhlen in den Knochen schlängeln sie sich in sehr unregelmäßiger Weise zwischen einander und die typische Lagerung geht verloren. Die Systeme zeigen große Variationen. Die Zahl der Höhlen ist sehr verschieden bei den verschiedenen Individuen, sieben bis acht Höhlen kommen am häufigsten vor, aber die Zahl kann sich bis zu elf vergrößern und mitunter bieten die beiden Hälften eines Kopfes Variationen dar.« Die oberen Höhlen *1'*, *1'*, *3'*, *5'* und *7'* zeichnen sich durch ihr regelmäßiges

Fig. 6.



Kopf eines Widders, von oben gesehen, mit dem Umriß der pneumatischen Höhlen. Nach S. Paulli.

Auftreten aus, nur selten kommen hier neue Höhlen vor, während die unteren »orbitalen« Höhlen *7′—13′* dagegen einem lebhaften Varieren der Nummern unterworfen und in der Regel sehr klein sind. Auch erreichen sie nur bei Reduktion ihrer Anzahl einen größeren Umfang. Die frontalen Höhlen haben eine sehr konstante Ausbreitungsweise, wie sie die Textfigur 6 erläutert (vgl. Textfig. 3).

Bei einem Embryo von 17,2 cm Schnauzen-Steißlänge fand ich einige und bei einem Embryo von etwa 35 cm Schnauzen-Steißlänge sechs der von Paulli beschriebenen Höhlen als Produkte des Procribrums sicher angelegt. Weiter caudal liegende Sinusanlagen waren noch so wenig differenziert, daß ich keine bestimmten Angaben darüber machen kann. Um völlige Klarheit zu gewinnen, habe ich zwar die Serien teilweise rekonstruiert, doch verbietet die Kompliziertheit der Modelle, sie abzubilden. Ich bin dadurch zu der Überzeugung gekommen, daß die pneumatischen Höhlen Differenzierungen der Seitennischen von Cribralsäcken sind und daß der größte Teil aus dem Procribrum entsteht. Im allgemeinen liegen die Ursprungsstellen der Sinus beim Schafe an einer bestimmten Zone der lateralen Cribralwand, nahe dem ventralen Ursprunge der Cribraltaschen, also in dem Raum zwischen der Reihe der Cribralsäcke einerseits und der lateralen Kante des Saktergesimses anderseits (Taf. XI Fig. 1 *a*).

Aus der Bursa dorsalis entspringen drei Sinus und zwar ein Sinus aus dem oralen Rande der medialen Nische — Sinus Bursae dorsalis internus; er pneumatisiert später das Nasoturbinale. Paulli bezeichnet ihn in seinen Abbildungen als pneumatische Höhle *I′* (Textfig. 3). In dichter Nachbarschaft entspringen zwei Sinusblasen gemeinsam aus der lateralen Nische der Bursa dorsalis. Sie entsprechen den pneumatischen Höhlen *I′* und *II′* Paullis. Ich muß sie Sinus Bursae dorsalis externus *a* und *b* nennen. Bei den meisten Schafen fand sie Paulli, wie auch ich, verschmolzen. Im ausgebildeten Schädel werden sie vom nächsten Sinus von hinten und an den beiden Seiten umfaßt.

Der vierte Sinus kommt aus der medialen Nische der Bursa externa und entspricht der pneumatischen Höhle *3′* Paullis, welche die übrigen an Größe bedeutend übertrifft, zum eigentlichen Sinus frontalis wird und auch die Hornzapfen pneumatisiert, wie ich an einem behörnten Widderschädel feststellen konnte. Er steigt dorsal, breitet sich im Frontale bis zur medianen Scheidewand aus und kommt zum Teil sogar über die pneumatisierte Rhachis zu liegen.

Die Ausbreitung hängt ganz von der Ausbreitung des Sinus Bursae dorsalis externus ab.

Dicht daneben entspringt aus der lateralen Nische der Bursa externa ein fünfter Sinus, entsprechend der pneumatischen Höhle 5′ Paullis. Am ausgebildeten Schädel liegt er zum größten Teil zwischen der Gesichts- und Augenhöhlenfläche des Tränenbeins und erstreckt sich noch etwas ins Frontale.

Der letzte Procribralsinus, entsprechend der pneumatischen Höhle 7′ Paullis, entspringt an der unteren Vereinigungsstelle der drei Nischen der Bursa ventralis; er liegt beim erwachsenen Tiere lateral und unter dem vorigen als ein kleiner, schmaler, ziemlich langer Sack fast ganz im Os lacrymale.

Resümee der morphogenetischen Resultate.

1) Der Stilcharakter des Cribrums liegt in der Bildung lateraler, mehr oder weniger vertikal stehender Ausstülpungen, der Cribralsäcke, während die Muschelzone des Nasenschlauches sagittal gestreckte Seitenräume, die Aulax und das Saktergesimse produziert.

2) Am embryonalen Cribrum sprossen drei Hauptseitensäcke, Pro-, Meso- und Metacribrum, deren Eingänge senkrecht zur Längsachse des Nasenschlauches stehen. Dazu treten in älteren Wachstumsstadien noch zwei intermediäre Säcke, das Epi- und Paracribrum.

3) Das Wachstum aller fünf Seitensäcke erfolgt in lateraler und dorso-ventraler Richtung.

4) Der hintere Rand jedes Einganges in einen Cribralsack wird durch einen Wulst, den Riechwulst, flankiert. Wir bezeichnen sie als Endoturbinalwülste und unterscheiden sie entsprechend den Säcken als Pro-, Epi-, Meso-, Para- und Metaturbinale.

5) Das Nasoturbinale sive Rhachis gehört zur Muschelzone. Es darf nicht als erster Riechwulst gelten, wie alle früheren Autoren glaubten.

6) Die Form der Cribralsäcke wird später noch mehr kompliziert (freilich in verschiedenem Grade bei verschiedenen Arten), indem homologe Seitentaschen entstehen, z. B. am Procribrum meist drei Seitentaschen, Bursa dorsalis, externa und ventralis, welche wieder sekundäre Nischen bilden.

7) Zwischen allen Seitenräumen des Cribrums liegen knorpelige und verknöchernde Scheidewände: die Endoturbinallamellen zwischen

den Hauptcribralsäcken, die Ectoturbinallamellen zwischen den Taschen und Nischen der Hauptsäcke.

8) Der Sinus maxillaris ist ein Produkt des Procribrums. Die übrigen pneumatischen Höhlen wachsen zum Teil aus dem Procribrum, zum Teil aus den andern Cribralsäcken heraus.

Erklärung der Tafeln XI und XII.

In allen Querschnittsbildern ist der Knorpel durch violetten Ton, das Lumen durch grauen Ton, die drei Seitentaschen des Procribrums durch Farben, und zwar die Bursa dorsalis durch blauen, die Bursa externa durch grauen, die Bursa ventralis durch roten Ton bezeichnet, während das Mesoderm punktiert ist. Die Fig. 1 *a*, *b*, *c*, 2, 11 *a*, *b*, 15 *a*, *b*, *c*, 17 *a*, *b*, 19 *a*, *b*, 21 *a*, *b* sind Photographien der Rekonstruktionsmodelle, welche stets nach dem linken Nasenschlauch gearbeitet wurden. Aber um die Vergleichung der Außen- und Innenansicht zu erleichtern, wurde das Spiegelbild der medialen Cribralwand photographiert, so daß die Fig. 1 *b*, 11 *b*, 15 *b*, 17 *b*, 19 *b*, 21 *b* das Aussehen des rechten Nasenschlauches (vom Septum her betrachtet) wiedergeben.

Gemeinsame Buchstabenbezeichnung.

A Ectoturbinale *A*,
Au Aulax,
B Ectoturbinale *B*,
Bd Bursa dorsalis,
Be Bursa externa,
Bv Bursa ventralis,
C Ductus nasopharyngeus,
D Blindende des Cribrums,
dg Dorsalgrat,
Ec Epicribrum,
Et Epiturbinale,
gs Gesimsgrat des Sakters,
J.O Jacobsonsches Organ,
M Muschel,
Msc Mesocribrum,
Mst Mesoturbinale,
Mtc Metacribrum,
Mtt Metaturbinale,
Pac Paracribrum,
Pat Paraturbinale,
Pc Procribrum,
Pt Proturbinale,
r Rhachis,
S Septum,
S.Be.a Sinus Bursae externae a.
S.Be.b Sinus Bursae externae b.
S.Bd.e Sinus Bursae dorsalis externus,
S.Bd.i Sinus Bursae dorsalis internus,
S.B.v Sinus Bursae ventralis,
S.m Sinus maxillaris,
Sr Sakter.

Ovis aries.

Fig. 1 *a*, *b*, *c*. Rekonstruktionsmodell des linken Cribrums eines 4,2 cm langen Schafembryos. *a* Außenansicht, *b* Innenansicht (Spiegelbild), *c* Dorsalansicht. Vergr. 16,5/1.

Fig. 2. Innenansicht des Knorpelmantels vom linken Cribrum des Schafmodells 1 (Spiegelbild). Vergr. 15/1.

Fig. 3—7. Querschnitte durch das Procribrum von Schafembryonen verschiedener Entwicklungsstadien, meist nach mehreren Schnitten kombiniert, um den Typus der Taschenbildung zu zeigen.

Fig. 3. Procribrum eines 3,9 cm langen Schafembryos, nach zwei Schnitten im Abstand von 50 μ kombiniert. Vergr. 10/1.

Fig. 4. Procribrum eines 4,2 cm langen Schafembryos, nach zwei Schnitten im Abstand von 240 μ kombiniert (Modellserie). Vergr. 10/1.

Fig. 5. Procribrum eines 6 cm langen Schafembryos, nach mehreren Schnitten kombiniert. Vergr. 10/1.

Fig. 6. Procribrum eines Schafembryos mit 13 mm Schnauze-Scheitellänge. Vergr. 5/1.

Fig. 7. Procribrum eines Schafembryos mit 7 cm Schnauze-Scheitellänge. Vergr. 5/1.

Fig. 8. Transversalschnitt durch das Cribrum eines Schafembryos von 4—5 cm Größe. Zwei Schnitte im Abstand von 180 μ kombiniert. Vergr. 10/1.

Fig. 9. Transversalschnitt durch das Cribrum eines Schafembryos von 17,2 cm Steiß-Schnauzen- und 5 cm Schnauze-Scheitellänge. Mehrere Schnitte kombiniert. Vergr. 10/1.

Sus scrofa domesticus.

Fig. 10. Querschnitt durch das Procribrum eines Schweineembryos mit etwa 5 cm Schnauze-Scheitellänge. Nach drei Schnitten im Abstand von 910 μ und 630 μ kombiniert. Vergr. 5/1.

Felis domestica.

Fig. 11 *a*, *b*. Rekonstruktionsmodell des linken Cribrums von einem 2,4 cm langen Katzenembryo. Vergr. 11,6/1. *a* Außenansicht, *b* Innenansicht (Spiegelbild).

Fig. 12. Querschnitt durch das Procribrum desselben Embryos. Nach mehreren Schnitten kombiniert. Vergr. 10/1.

Fig. 13. Querschnitt durch das Procribrum einer geburtsreifen Katze. Nach zwei Schnitten im Abstand von 360 μ kombiniert. Vergr. 10/1.

Fig. 14. Transversalschnitt durch das Cribrum eines Katzenembryos von 17,2 cm Schnauze-Steiß- und 3,2 cm Schnauze-Scheitellänge. Nach zwei Schnitten im Abstand von 1,6 mm kombiniert. Vergr. 5/1.

Didelphis azarae.

Fig. 15 *a*, *b*, *c*. Rekonstruktionsmodell des linken Cribrums eines jungen Tieres von 2,8 cm Schnauze-Scheitellänge. Vergr. 7,3/1. *a* Außenansicht, *b* Innenansicht (Spiegelbild), *c* Dorsalansicht.

Fig. 16. Querschnitt durch das Procribrum desselben Tieres, nach zwei Schnitten im Abstand von 320 μ kombiniert. Vergr. 10/1.

Arvicola arvalis.

Fig. 17 *a*, *b*. Rekonstruktionsmodell des linken Cribrums eines 16 mm langen Feldmausembryos. *a* Außenansicht, *b* Innenansicht (Spiegelbild). Vergr. 23/1.

Fig. 18. Querschnitt durch das Procribrum einer Feldmaus mit 5 cm Schnauze-Steiß- und 1,0 cm Schnauze-Scheitellänge. Vergr. 10/1.

Myrmecophaga didactyla.

Fig. 19 *a*, *b*. Rekonstruktionsmodell des linken Cribrums eines jungen Tieres von 11,3 cm Schnauze-Steiß- und 2,4 cm Schnauze-Scheitellänge. Vergr. 7,4/1. *a* Außenansicht, *b* Innenansicht (Spiegelbild).

Fig. 20. Querschnitt durch das Procribrum desselben Tieres. Vergr. 10/1.

Talpa europaea.

Fig. 21 *a*, *b*. Rekonstruktionsmodell des linken Cribrums eines 27,5 cm langen Maulwurfembryos. Vergr. 19/1.

Fig. 22. Querschnitt durch das Procribrum eines 24 mm großen Maulwurfembryos. Vergr. 10/1.

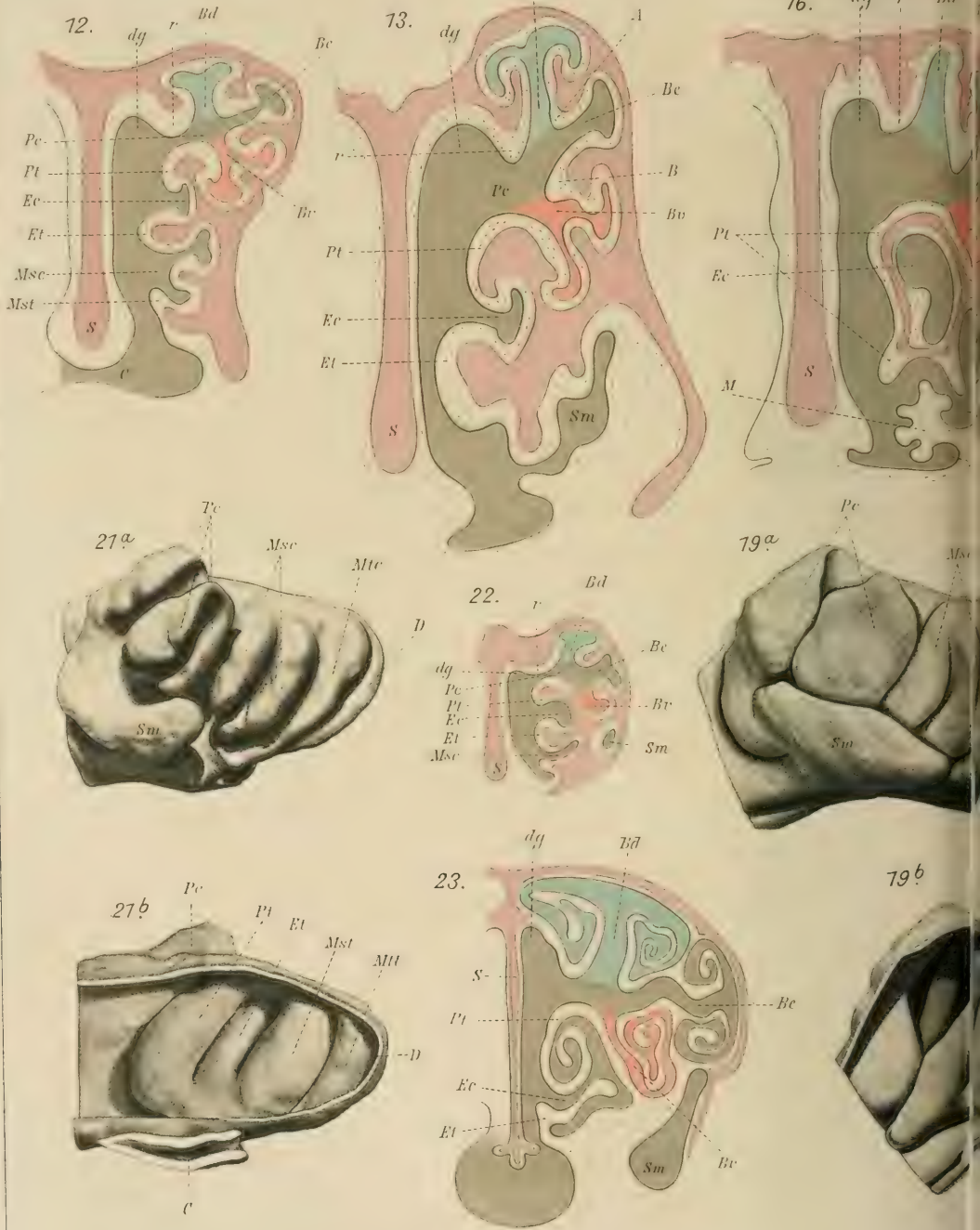
Fig. 23. Querschnitt durch das Procribrum eines Maulwurfs mit 3,7 cm Schnauze-Scheitellänge. Vergr. 10/1. Die Knorpellamellen sind nicht eingezeichnet.

1a
1b
1c
2.
3.
4.
5.
7.
S Be a
S Be b
S Bd a
S Bd e
S Bv
Msc
Mtc
SM
Ec
Pt
Et
Mst
Pat
Mtt
M
C
A
B
D
Bd
Be
Bv
Pc
Pt
Ec
Et
S
M
gs
dg
r

Wilhel

naam in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig


12.
dg
r
Bd
Bc
Pc
Pt
Ec
Et
Msc
Mst
Bv
S
C
13.
dg
Bd
A
Bc
r
Pc
B
Bv
Pt
Ec
Et
S
Sm
16.
dg
r
Bd
Pt
Ec
M
S
21a
Tc
Msc
Mtc
D
Sm
22.
Bd
r
Bc
dg
Pc
Pt
Ec
Et
Msc
Bv
Sm
S
C
19a
Pc
Msc
Sm
21b
Pc
Pt
Et
Mst
Mtl
D
C
23.
dg
Bd
S
Bc
Pt
Ec
Et
Sm
Bv
19b

Lith Anst v E A Funke Leipzig

IV.

Historisch-kritische Betrachtungen.

Von

Dr. A. Fleischmann.

Mit 5 Figuren im Text.

Dem Berichte meines Schülers W. Blendinger schließe ich einen historischen Rückblick auf die wichtigsten Abhandlungen über die Nasenhöhle an, um die Verwandtschaft unsrer Ergebnisse mit früher ausgesprochenen Ansichten, sowie die Verdienste andrer Forscher in das rechte Licht zu setzen.

Auffallend lange ist man mit der oberflächlichen Kenntnis zufrieden gewesen, daß mehrere Muscheln in die Nasenhöhle einragen und hat sie nach ihrer Lage einfach als untere, mittlere, obere Muschel unterschieden; aber niemand dachte daran, den Wert derselben durch den Vergleich mit niederen Wirbeltieren festzustellen. Erst C. Gegenbaur (6 *a*) hat, bahnbrechend wie auf vielen andern Gebieten, die Grundlage für die morphologische Deutung geschaffen, als er im Jahre 1873 die Frage aufwarf, ob die drei Muscheln der Säuger den drei Muscheln in der Nasenhöhle der Vögel entsprechen.

Durch Untersuchung einer großen Anzahl von Vogelarten erkannte er, daß zwei der als »Muscheln« bezeichneten Gebilde nichts mit den gleichnamigen Vorsprüngen in der Nasenhöhle der Säugetiere gemeinsam haben. Nur die mittlere Muschel darf als Homologon der unteren Säugermuschel gelten. Aus den Beziehungen zu einer bestimmten Lokalität der Nasenhöhle sei zwar kein Anhaltspunkt für diese Deutung zu gewinnen, aber die Erwägung, daß die differenzierteste der drei Muscheln die älteste und somit eine ererbte Bildung sein werde, spreche für den Vergleich. Auch münde der Tränennasengang bei den Vögeln unterhalb der unteren Muschel. Für die beiden oberen Muscheln der Säuger sei dagegen eine Neubildung im Vergleich zu den niederen Abteilungen anzunehmen.

C. Gegenbaur wurde durch diese Studien veranlaßt, seinen Scharfsinn an der Definition des Begriffes »Muschel« zu erproben. Er hat, wie mir scheint, die Aufgabe in mustergültiger Weise gelöst, indem er forderte, man solle die Bezeichnung »Muschel« nicht allgemein auf jede Vorsprungsbildung der Nasenhöhle übertragen, gleichgültig wie die Nasenwand sich dazu verhalte, sondern nur ganz bestimmten Vorsprüngen zuerkennen. Nach seiner durch Beeckers entwicklungsgeschichtliche Studien vollauf bestätigten Ansicht ist die Muschel ein einfacher, frei von der Wand in die Nasenhöhle ragender Vorsprung (oder Lamelle), der von einer einfachen Fortsetzung des Wandskelettes gestützt ist und sich terminal verschieden verhalten kann. Unter der Muschel zieht die respiratorische Bahn der Nasenhöhle hin.

1878 bestimmte er den Begriff »Muschel, Concha« noch schärfer (6 b, S. 572) als einen lamellenartigen Vorsprung der vom primordialen Knorpel gebildeten lateralen Wand der Nasenhöhle. Von der Muschel sei der Riechhügel der Vögel scharf zu unterscheiden als eine Vorsprungsbildung andrer Art. Er sei eine Einbuchtung der Nasenhöhlenwand und entstanden durch einen von außen her einspringenden Sinus. Ebenso sei die Vorhofsmuschel oder Pseudoconcha durchaus von der wahren Muschel zu trennen; denn sie hänge nicht bloß mit dem die Nasenöffnung überdeckenden Knorpel, sondern auch mit dem Nasenseptum zusammen.

Leider wurden die scharfsinnigen Bemerkungen des großen Anatomen von den meisten nachfolgenden Forschern achtlos übergangen oder als falsch erklärt. Solger hat zwar in einer kleinen Studie (14) über die Nasenmuschel der Reptilien 1876 die Definition Gegenbaurs als Maßstab zur Beurteilung der Vorsprünge in die Nasenhöhle benutzt, aber G. Born (3) erklärte sie drei Jahre später für unzulässig, weil ein und dieselbe Einragung der seitlichen Nasenwand bei Reptilien verschiedene, knorpelige Bildungen enthalte, die ineinander übergehen und weil entwicklungsgeschichtlich die Muschel bei *Lacerta* als Vorsprung von charakteristischer Form früher entstehe als der darin enthaltene Knorpel. Er empfahl daher den Begriff »Muschel« schlechtweg nur nach physiologischen Momenten zu definieren als eine »Einragung der Nasenwand zum Zweck größerer Ausbreitung der Riechschleimhaut« und die einzelnen Muscheln zu unterscheiden, indem man historisch verfolge, welche Einragung zuerst entsteht. Sie würde als primäre Muschel zu bezeichnen sein. Natürlich müsse sie bestimmte anatomische Eigen-

schaften in bezug auf Lage und Verbindung besitzen, die sie als solche kenntlich machen. Träten später neue Einragungen auf, die ähnlichen Zwecken dienen, also das physiologische Prädikat »Muschel« verdienen, so würden sie sekundäre, tertiäre Muscheln heißen müssen.

G. Borns Ansicht bedeutet einen großen Rückschritt gegenüber der klaren Begriffsbildung von C. Gegenbaur. Letzterer hatte sich bemüht, den Mißbrauch, welcher mit dem Worte »Muschel« bis zum Jahre 1873 (man darf fast sagen, bis zum heutigen Tage) getrieben wurde, dadurch zu steuern, daß er bestimmte morphologische Merkmale dafür aufsuchte. Born verstand ihn aber gar nicht, und glaubte sogar, ein wissenschaftliches Verdienst zu erwerben, wenn er die von Gegenbaur verdrängten, physiologischen Gesichtspunkte wieder in den Vordergrund stellte, obwohl die Geschichte der anatomischen Forschung an unzähligen Beispielen belegt, welch starkes Hemmnis die oberflächliche Spekulation mit physiologischen Gesichtspunkten der wirklichen Erkenntnis bereitet hat.

Um so größere Bedeutung hat die im Jahre 1882 erschienene Mitteilung (12) G. Schwalbes. Trotz ihrer lakonischen Kürze hat sie die leitenden Gesichtspunkte für die morphologische Beurteilung der Siebbeinregion gegeben. Wahrscheinlich wurde Schwalbe durch den Gebrauch der falschen Benennung »Muschel« für alle Vorsprünge in der menschlichen Nasenhöhle veranlaßt, vergleichende Studien an Säugetieren anzustellen.

Zunächst bestimmte er die Ausdehnung der Nasenhöhle ganz richtig, indem er zwischen dem eigentlichen Cavum nasi und dem später durch Schluß des harten Gaumens der Nasenhöhle einverleibten Anteil der Mundhöhle (Ductus nasopharyngeus, Kölliker) unterschied. Die Grenze beider ist in einer Linie zu suchen, welche vom Winkel zwischen der vorderen und unteren Fläche des Keilbeinkörpers zur Nasenmündung des Canalis incisivus reicht. Im Gegensatz zur unteren Muschel, Maxilloturbinale (einem niemals von Geruchsschleimhaut überzogenen Gebilde eigner Art), sind die übrigen Muscheln Ethmoidalmuscheln (Ethmoturbinalia) oder Riechwülste und (mindestens ihr Anfangsteil) mit gelber Riechschleimhaut bedeckt. Bei allen Säugern gehen fünf Riechwülste von der Lamina cribrosa ab, was besonders bei den Beuteltieren zu sehen ist. Sie beginnen als schwächere Falten (sogenannter Stiel) von der Lamina cribrosa (Textfig. 7), ziehen eine Strecke weit senkrecht zu ihr weiter, verbreitern sich zu einer Anschwellung und biegen unter spitzem Winkel als sogenannte Haftfalte nach rückwärts, um

in einer Leiste zusammenzufließen, welche von dem Winkel zwischen vorderer und unterer Fläche des Keilbeinkörpers ausgeht. »Stiel und Anschwellung oder nur ersterer enthalten einen mit der Nasenhöhle kommunizierenden Hohlraum (Siebbeinzelle)«. Schwalbe betonte aber schon, daß die vorderste Ethmoidalmuschel, das Nasoturbinale, von den übrigen abweiche, weil sie als langer Wulst längs der Umbiegungsstelle der lateralen Nasenwand zum Nasendach weit nach vorn reicht und zum größten Teil mit gewöhnlicher, zum kleineren Teil mit Riechschleimhaut bekleidet ist. Also zählte Schwalbe eigentlich vier typische Ethmoidalmuscheln. Die obere und mittlere Muschel des Menschen sind Ethmoidalmuscheln; denn sie zeigen die wesentlichen Merkmale der Riechwülste: sie wurzeln in der Lamina cribrosa und besitzen Stiel, Anschwellung und Haftfalte. Er vergleicht die obere Muschel, welche bei Embryonen fast immer durch eine dem oberen Nasengang parallele Furche in die Santorinische und obere Muschel geteilt ist, den beiden hinteren (vierten und fünften) Riechwülsten und die mittlere Muschel, die ebenfalls bei Embryonen nicht selten eine freilich schwächere Furche aufweist, den beiden vordersten (zweiten und dritten) Riechwülsten der Säuger. Endlich erkannte er in dem Agger nasi das Homologon des Nasoturbinale der Säuger. Als Beweis dafür weist Schwalbe auf die Tatsache hin, daß bei Mensch und Säugetier die Eingänge zu Stirn- und Kieferhöhle in der tiefen Rinne zwischen dem vordersten der vier Riechwülste und dem Nasoturbinale liegen.

Fünf Jahre später hat E. Zuckerkandl eine Monographie über das periphere Geruchsorgan der Säuger mit zehn Tafeln (15 *a*) publiziert, welche trotz der augenscheinlich darauf verwendeten Mühe die morphologische Erkenntnis wenig förderte. Sie enthält die nicht besonders gründliche Beschreibung des knöchernen Nasenskelettes von ungefähr 60 Säugetierarten und ermangelt großer vergleichend-anatomischer Gesichtspunkte, obwohl der Verfasser einen Einblick in die Morphologie der Nasenhöhle eröffnen und die damals unerklärten Eigentümlichkeiten der menschlichen Nase verstehen lehren wollte.

Zuckerkandl hat hauptsächlich das Skelett der Riechwülste verfolgt, deren Deutung und Zählung er ebenso wie die Benennung ihrer einzelnen Teile von Schwalbe übernahm. Dazu führte er den neuen Namen »Haftplatte« für die gemeinsame Insertionslamelle der Haftfalten (die Sammelleiste Schwalbes) ein. Die Angabe von fünf, bzw. vier typischen Riechwülsten erklärte er für unrichtig, weil bei

einzelnen Ordnungen mehr als fünf Riechwülste vorhanden seien. Schwalbe habe nur auf die mediale Reihe derselben Rücksicht genommen, »während bei den meisten Tieren von ersterer gedeckt und lateralwärts von ihr noch mehrere solcher Reihen (laterale Reihen) auftreten«. Zwischen je zwei Riechwülsten liegt ein schmaler Gang, welcher die Inspirationsluft gegen die mehr verborgen liegende Riechwulstreihe hinleitet.

Die mediale Reihe sei allerdings die am meisten charakteristische und es genüge für die Klassifikation, sie allein zu beachten. Aber im Gegensatz zu jenen Säugetieren, bei welchen zumeist nur die mediale Reihe auftritt, scheine es ihm angezeigt, die Mehrreihigkeit der Riechwülste zum mindesten anzugeben.

Die spezielle Beschreibung der Nasenhöhle bei den einzelnen Ordnungen der Säugetiere ist ganz dürftig und ungenügend. Zuckerkandl glaubte jedoch damit den unzweifelhaft richtigen Gedanken zu beweisen, daß der Bau der inneren Nase gleich dem Gebisse als taxonomisches Merkmal für die Klassifikation der Säugetiere verwendet werden kann. Indem er lediglich die Riechwülste der medialen Reihe beachtete, welche für einzelne Tierordnungen und Familien in Form, Zahl und Anordnung charakteristisch seien, erweiterte er die von P. Broca 1879 nach der Ausbildung des Zentralriechlappens getroffene Gruppierung der Säugetiere durch Hinzufügung der Unterschiede der Riechwülste. Die Diagnosen der so gebildeten Gruppen lauten:

1) Anosmatische Tiere. Riechlappen und Riechwülste atrophisch, Siebplatte klein und spärlich perforiert, geringe (1, 2, 3) Zahl der Riechwülste — Cetacea, Pinnipedia, Primates, wahrscheinlich auch *Ornithorhynchus*.

2) Osmatische Tiere. Riechlappen des Gehirns und Riechwülste des Siebbeins beträchtlich entwickelt, Siebplatte groß und reichlich durchlöchert, große Zahl (5 oder 6—9) der Riechwülste. — Alle übrigen Säugetiere.

Die pneumatischen Räume (Sinus maxillaris, frontalis, sphenoidalis), welche durch Verzweigung der Nasenhöhle in die nachbarlichen Knochen entstehen, wurden wegen ihrer innigen Beziehungen zu den Riechwülsten und zur Nasenmuschel nicht übergangen. Zuckerkandl vertrat die Ansicht, daß bei der Mehrzahl der osmatischen Tiere die Sinus vom Siebbeinlabyrinth und der Nasenmuschel ausgefüllt, ja teilweise verdrängt sind, während sie bei den menschenähnlichen Affen und dem Menschen leer und selbständige pneuma-

tische Anhänge sind. Er glaubte, dem Verständnis der Sinus etwas näher gerückt zu sein durch den Satz: das Siebbeinlabyrinth gebe den Anstoß zur Bildung des Sinus frontalis und sphenoidalis durch mächtige Entwicklung lateraler Riechwülste, welche von den Sinus aufgenommen werden sollen, daher sei deren Vorhandensein von dem Vorkommen lateraler Richwülste oder deren Derivate abhängig. Bei den anosmatischen Tieren aber genüge die Nasenhöhle zur Beherbergung des Geruchsorgans. Die Sinus würden frei, um entweder zu schwinden oder als leere Höhlen zu dauern.

Die Stirnbeinhöhle ist ein allen osmatischen Tieren zukommendes Attribut. Konstant finde sich eine untere geräumige Nische im Nasenteile des Frontale, die Pars nasalis sive inferior des Sinus frontalis, welche bei allen Osmatikern mit Riechwülsten mehr oder minder ausgefüllt werde. Minder konstant sei die Fortsetzung des Sinus in die aufsteigende Platte des Stirnbeins, Pars superior Sinus frontalis, sie diene bei den katzenartigen Tieren als Behälter für Riechwülste, in andern Fällen sei sie leer.

Der Sinus sphenoidalis der osmatischen Säugetiere tritt entweder gering entwickelt als Nische an der vorderen Wand des soliden Keilbeinkörpers auf, oder bei besserer Ausbildung erweitert er sich zum Sinus des vorderen Keilbeins, einem dünnwandigen, geräumigen Hohlraum (eigentliche Keilbeinhöhle), der das ganze vordere Keilbein einnimmt und auch auf das hintere Keilbein übergreifen kann. Die Keilbeinhöhle oder Keilbeinnische habe offenbar die Aufgabe, Riechwülste zu beherbergen; denn in der Keilbeinnische stecke bei Tieren mit fünf Riechwülsten ein Teilstück des fünften Riechwulstes, bei *Echidna*, *Dasypus*, *Bradypus* sogar mehrere Riechwülste.

»Die Kieferhöhle kommt bei den osmatischen Tieren nur teilweise zur Entfaltung, weil sie von der Nasenmuschel verdrängt wird. Immerhin bildet sie aber im hinteren Anteile des Kiefers eine häufig sogar geräumige Cavität, in welcher ein mehr oder minder beträchtlicher Anteil des Siebbeinlabyrinths versteckt lagert.«

Ich sehe von der Kritik der heute als irrig erkannten Ansichten Zuckerkandls ab, weil die weiter unten zu besprechenden Untersuchungen von S. Paulli dazu bessere Gelegenheit bieten.

Die Arbeiten von V. von Mihalkovics (8, a—d) sind ein weiterer Rückschritt gegenüber Gegenbaurs und Schwalbes lichtvoller Deutung. Er will nämlich jede Einragung in die Nasenhöhle »Muschel« nennen und den Charakter einer Muschel nach der Art und Funktion des Vorsprungs, nicht nach seiner Bildungsweise ent-

scheiden. Daher spricht er von wahren oder Respirationsmuscheln, Conchae und falschen oder Riechmuscheln, Pseudoconchae.

Die Respirationsmuscheln der Oberkiefergegend sind mit Respirationsepithel bedeckt und entstehen als frei vorwachsende Duplikaturen der Schleimhaut, nicht aus gebogenen Knorpellamellen. Diese Gegensetzung zeigt, daß Mihalkovics die Absicht Gegenbaurs nicht verstanden hat. Die Riechmuscheln, Ethmoturbinalia, dagegen liegen in der Siebbeingegend, sind mit Riechepithel bedeckt und Vorsprünge der Schleimhaut, welche bogenförmige Einbauchungen des Skeletts enthalten. Daher sind sie keine Muscheln im Sinne der Gegenbaurschen Definition, sondern Pseudoconchae.

Streng genommen hat Mihalkovics damit nichts Neues und Besseres gesagt, er hat den von Gegenbaur und Schwalbe längst erkannten Unterschied der Säugetiermuscheln durchaus bestätigt und lediglich andre Namen dafür gebraucht. Aber seine Ansicht, daß die Siebbeinmuscheln an entsprechenden Stellen der Nasenhöhle wie die muschelförmigen Wülste der Sauropsiden liegen, dieselbe Funktion, nämlich Vergrößerung der Riechfläche haben und darum homolog sein müssen, ist angesichts der richtigen Gedanken Gegenbaurs ein unbegreiflicher Fehler.

Seine Studien in der Siebbeingegend ergaben trotz der ausgiebig benutzten Schnittmethode nichts Neues. Er beschrieb »die Riechmuscheln als wulstige Falten der Schleimhaut, welche durch mehr oder weniger parallele Spalten, Fissurae ethmoidales, voneinander getrennt sind«. Die Wülste bestehen zumeist aus doppelt gewundenen, gegen die laterale Wand der Nasenhöhle umgebogenen Muscheln. In der Seitenansicht sieht man nur die bis an die Oberfläche vorragenden Teile der doppelt gewundenen Muscheln, die übrigen Teile und auch ganze Muscheln liegen von den übrigen verdeckt in der Tiefe der Spalten; diese hat Zuckerkandl laterale Riechwülste, Seydel Nebenmuscheln genannt, Mihalkovics will sie verdeckte Muscheln nennen.

Der übrige Inhalt der Abhandlung hat für unsre Studien keine Bedeutung. Mihalkovics bemühte sich, die Homologie der Muscheln in der menschlichen Nasenhöhle mit den Säugermuscheln festzustellen. Doch wird die Frage erneuter Untersuchung bedürfen.

Besseres Ergebnis bieten seine Studien über die Entstehung der Nebenhöhlen der Nase beim Menschen, die er auf der Anatomenversammlung 1896 kurz berichtete. Er hatte damals die ältere Ansicht,

daß die knorpelige Nasenkapsel resorbiert werde und die Nebenhöhlen durch Wucherung der Nasenwand in die so entstandenen Lücken einwüchsen, als irrig erkannt. Die Nebenhöhlen sind gerade die primär angelegten Gebilde. Schon im dritten Monat ist der mittlere Teil der lateralen Knorpelplatte der Nasenhöhle gegen den Oberkiefer zu stark ausgebogen. Dort entsteht im vierten Monat eine winklige Knickung unter dem Boden der Augenhöhle, in deren Bruch die Schleimhaut als ein Rezeß der Nasenhöhle hineinzieht. Dieser Rezeß wird durch Auswachsen des oberen Randes der unteren Muschel zu einer schräg nach unten führenden Spalte. Das ist die Anlage des Sinus maxillaris.

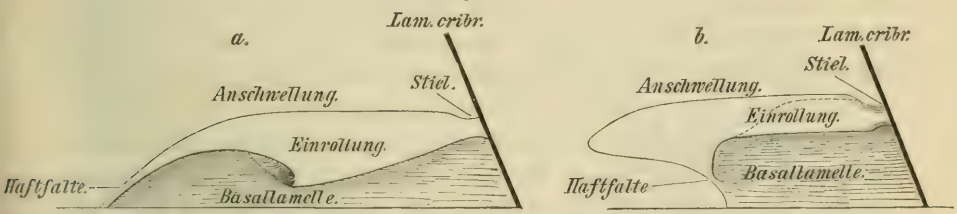
Die Keilbeinhöhle ist schon im dritten bis vierten fötalen Monat angelegt als das hinterste blinde Ende der Nasenhöhle, von der sie durch die Ausbildung der Keilbeinmuschel aus der Lamina terminalis geschieden wird.

Die Stirnhöhle entsteht aus einem Fortsatz der Schleimhaut am Infundibulum ethmoidale. Diese Höhle und auch die Siebbeinzellen bilden sich durch sekundäre Ausstülpung des Epithels in das schwindende Bindegewebe, das an der inneren Seite der knorpeligen Nasenkapsel liegt. Dort entstehen über der Decke der Nasenhöhle im sechsten bis siebenten Monat Knorpelbeläge, deren Lücken von Bindegewebe ausgefüllt sind. Die Beläge verknöchern zu den Siebbeinzellen und das Epithel schickt im siebenten bis achten Monat Fortsätze in das schwindende Bindegewebe hinein. Die Stirnhöhle lagert sich in einen sekundären Knochen hinein, nachdem der Knorpel, welcher als Vorbau diente, resorbiert und Platz für die Höhle geschaffen ist.

Man muß über das unbefriedigende Resultat der eben besprochenen Arbeiten um so mehr staunen, als Harrison-Allen (1) in Philadelphia bereits 1882 den Begriff der Siebbeinmuscheln ganz aufgegeben und folgende, sehr zutreffende Vorstellung ausgesprochen hatte. Die lateralen Massen des Siebbeins bestehen aus einzelnen in die Nasenhöhle einspringenden und gegen das Septum gerichteten Platten (ethmoturbinals plates), deren freistehender medialer Rand entweder einfach oder doppelt gerollt ist. Nicht alle Platten reichen gleich weit median, ein Teil (endoturbinals plates) wird auf dem Sagittalschnitt durch den Schädel sichtbar, die andern (ectoturbinals plates) liegen in einem vom Frontale und Maxillare begrenzten Raume, der mit der Nasenhöhle an dem Zwischenraume zwischen Nasoturbinale und erstem Endoturbinale kommuniziert.

Die kleine Abhandlung des amerikanischen Forschers blieb jedoch in Deutschland so unbekannt, daß O. Seydel, welchen C. Gegenbaur angeregt hatte, die Formverhältnisse des Siebbeins der Affen und des Menschen von den Zuständen bei Säugetieren abzuleiten, die dort geschilderten Tatsachen 1891 neu entdecken mußte. Seydel (13 *a*) hat die ihm gestellte Aufgabe in ausgezeichneter Weise gelöst und durch sorgfältige Beobachtung wie durch klare Reflexion wesentlich dazu beigetragen, daß die Morphologie der Nasenhöhle allmählich richtiger verstanden wurde. Während Schwalbe und Zuckerkandl ihre Betrachtungen fast ausschließlich auf die Form der am Medianschnitt durch die Nasengegend sichtbaren Riechwülste gestützt haben, erkannte O. Seydel, daß die Riechwülste die Teilstücke von morphologisch viel wichtigeren Platten, den Basal- oder Ursprungslamellen sind, die an der lateralen Nasenwand bis zur Lamina cribrosa entspringen, gerade nach vorn

Fig. 7.



Seitenansicht von zwei Siebbeinmuscheln, schematisch nach O. Seydel (Morph. Jahrbuch. Bd. XVII). S. 51).

oder wenig nach unten geneigt verlaufen und vorn durch eine mehr oder minder deutliche Sammelleiste an der seitlichen Nasenwand verbunden werden; der Rand jeder Lamelle schaut gegen das Septum hin und trägt entweder eine einfache oder doppelte, je nach oben und unten gerichtete Einrollung, welche äußerlich als ein Riechwulst (Schwalbe) erscheint. Außerdem kann die Lamelle noch andre seitlich abzweigende Einrollungen in verschiedener Zahl tragen, die lateral von den medialen Einrollungen liegen. Eine solche Basallamelle mit allen abzweigenden Einrollungen nannte Seydel »Siebbeinmuschel« (Textfig. 7) und erklärte Schwalbes Termini: Stiel, Anschwellung, Haftfalte für überflüssig, weil sie sich ja nur auf Besonderheiten der median freiliegenden Oberfläche einer Siebbeinmuschel bezögen. Seydel hat sich dadurch ein großes Verdienst erworben; denn die Erkenntnis der Basallamellen bot nicht bloß ein sicheres Mittel, um die verschiedenen Riechwülste nach der Lage

und dem Ursprung ihrer Lamellen genau zu bestimmen, sondern eröffnete auch einen besseren Einblick in die Morphologie der Siebbeinregion überhaupt, weil, wie SEYDEL sehr richtig bemerkte, die Basallamellen infolge ihrer transversalen Anordnung den Hohlraum der Regio olfactoria in eine Reihe von Kammern (identisch den oben S. 455 beschriebenen Cribralsäcken) teilen, welche für die Vergleichung der Skelettelemente von hoher Bedeutung sind. Wenn auch SEYDEL wegen seiner speziellen Forschungen an Affen und Menschen den Gedanken nicht eingehend behandelt hat, so ist er doch später durch PAULLIS Studien fruchtbar und durch unsre embryologischen Studien vollauf bestätigt worden. Abgesehen vom Nasoturbinale, dessen durch SCHWALBE erkannte Sonderstellung unbestritten bleibt, zeigen die übrigen Siebbeinmuscheln Unterschiede, insofern ein Teil derselben, »eigentliche Siebbeinmuscheln«, die Nasenhöhle erfüllt und an ihrer Wand selbst angeheftet ist, während ein andrer Teil in den Sinushöhlen steckt und von deren Wand entspringt. Die eigentlichen Siebbeinmuscheln zerfallen wieder in zwei Gruppen: 1) Die Hauptmuscheln, deren Endaufrollung (mediale Riechwülste ZUCKERKANDLS) dem Septum benachbart liegt, 2) die Nebenmuscheln, die weniger weit medianwärts ragen, so daß ihre Endaufrollung zwischen den Hauptmuscheln verdeckt ist. Diese Einteilung richtet sich gegen diejenige ZUCKERKANDLS; denn dessen laterale Riechwülste haben verschiedenen morphologischen Wert, sie entsprechen teils selbständigen Nebenmuscheln, teils seitlichen Einrollungen von Hauptmuscheln. Die Muscheln in den Sinushöhlen sollen nach den Knochen benannt werden, zu denen ihr Ursprung Beziehung hat, z. B. frontale Muscheln usw.

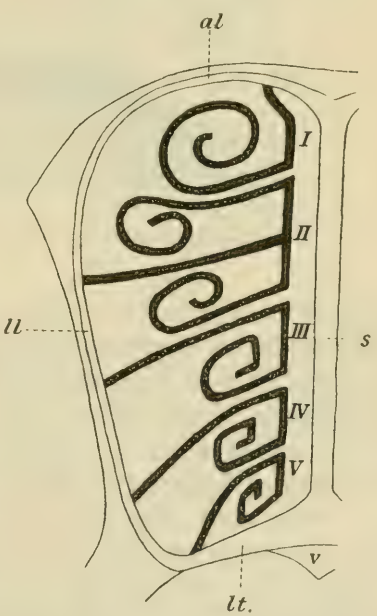
Die Gesamtheit der Ethmoidalmuscheln faßt SEYDEL mit Recht als eine Einheit auf, weil alle von der knorpeligen Nasenkapsel aus gebildet werden und mit der Lamina cribrosa zusammenhängen. Ihre Verknöcherung erfolgt selbständig, erst später werden sie mit den von außen angelagerten Knochen verbunden.

Mit ZUCKERKANDL meint er, der Anstoß zur Bildung des Sinus frontalis und sphenoidalis werde vom Siebbein gegeben, weil mit der höheren Entwicklung des Geruchsinnes der periphere Apparat eine mächtige Entfaltung gewinnt und dafür durch Ausbuchtung der Nasenhöhle Raum geschaffen wird. Der Sinus frontalis ist eine nischenförmige Ausbuchtung der Nasenhöhle nach hinten und oben ins Stirnbein; sie wird ganz oder nur ihre unteren Teile mit Muscheln erfüllt. Der Sinus sphenoidalis ist eine nischenförmige Aus-

buchtung in den Keilbeinkörper, ganz oder teilweise durch die hinterste Partie der hintersten Muschel gefüllt.

Die ausführlichen Untersuchungen über die Pneumatizität des Schädels bei den Säugetieren von S. Paulli (9) eröffneten 1900 eine neue Epoche in der Geschichte des Problems. Es ist ein wahrer Genuß, den gründlichen Beobachtungen des jungen dänischen Forschers und seiner gediegenen, morphologischen Interpretation zu folgen, deren Resultate grundlegend für alle Zeiten bleiben werden. Die oben berichteten Untersuchungen meines Schülers Blendinger haben sie durch die Darlegung der ontogenetischen Vorgänge durchaus bestätigt und nur an einzelnen Punkten vertieft. Gestützt auf langjährige eigne Studien, sowie auf die Ergebnisse der früheren Abhandlungen entwarf S. Paulli eine vollendete Schilderung von der morphologischen Struktur des Siebbeins (Ethmoidale), das er treffend einem Kästchen vergleicht; die lateralen Wände werden von den Seitenplatten, Laminae laterales (Dursy), sive Laminae maxillares (Seydel) gebildet, die hintere Wand von der frontal gelagerten Siebplatte, die Decke von flügelförmigen Verlängerungen des knöchernen Septums, Alae laminae perpendicularis, der Boden von der quer liegenden Lamina transversalis. Eine vertikale Mittelplatte, Lamina perpendicularis, teilt den Binnenraum in zwei Hälften und jede derselben wird durch transversal gegen die Lamina perpendicularis gerichtete Platten des sog. Labyrinthes gekammert (Fig. 8).

Fig. 8.

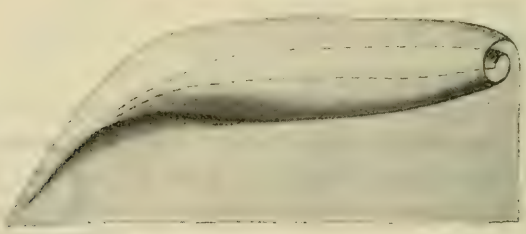


Schematischer Schnitt durch ein einfach gebautes Siebbein, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel. Nach S. Paulli. *s* Septum; *al* Ala laminae perpendicularis; *ll* Lamina lateralis; *lt* Lamina transversalis; *v* Vomer; *I*—*V* Endoturbinalia.

Für die morphologische Beurteilung ist aber weniger das Knochenskelett als das mit Schleimhaut überzogene Siebbein sowie seine Genese zu studieren. Dadurch lernt man, daß aus der Seitenwand der Nasenhöhle parallel laufende, abgerundete Schleimhautwülste mit

je einem unterstützenden Knorpelstreifen sprossen und als transversal gestellte Platten-Ethmoturbinalia selbständig gegen die Lamina perpendicularis vorwachsen. Wenn später der hintere Teil der knorpeligen Nasenkapsel zu den Wänden des Siebbeinkästchens verknöchert, ossifiziert auch das Knorpelblatt der Labyrinthplatten. Paulli betrachtet das Ethmoturbinale, d. h. Knorpellamelle und Schleimhautüberzug, als das morphologische Element des Siebbeins und definiert es wie folgt (S. 156): »Der Typus eines Ethmoturbinale ist eine Platte (Basallamelle, O. Seydel), die sich mit ihrem hintersten Rand an die Siebplatte und mit ihrem lateralen Rand an die Seitenplatte heftet, transversal durch eine Hälfte der Regio olfactoria gegen die Lamina perpendicularis erstreckt; ihr vorderer, der Regio

Fig. 9.



Eine Endoturbinallamelle mit eingerolltem Rande, von der Fläche gesehen. Nach S. Paulli.

respiratoria zugewandter Rand und ihr medialer, von der Lamina perpendicularis wenig entfernter Rand sind frei.«

Die einfache Form findet sich freilich nur bei einzelnen Ethmoturbinalien; in der Regel wird sie dadurch kompliziert, daß der freie mediale Rand der Platte sich tütenförmig einfaltet und den sogenannten Riechwulst (Schwalbe) bildet (Textfig. 9).

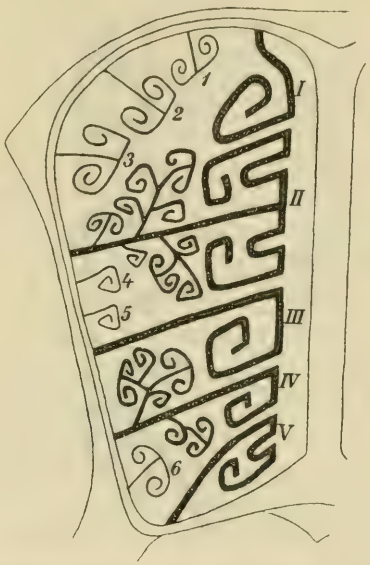
Wenn auch allgemein der Riechwulst das mediale Ende der Ethmoturbinalplatte bildet, so beobachtet man doch oft, daß eine Basallamelle ein kürzeres oder längeres Stück vom Ursprung an der Siebplatte sich in zwei Blätter mit zwei entgegengesetzt eingefalteten Riechwülsten spaltet. Das vorderste Ende eines Riechwulstes wird oft nach vorn als abgerundeter, zungenförmiger Fortsatz vorgetrieben. Die Oberfläche der Riechwülste bleibt sehr häufig glatt oder sie wird von Längsfurchen durchzogen. Größere Ethmoturbinalien besitzen Nebenblätter mit ähnlichen Einrollungen, welche von einer oder von beiden Flächen der Basallamelle entspringen und

abermals mit tertiären, eingerollten Blättern versehen sein können. In diesem Falle gleicht der Querschnitt des Ethmoturbinale einem stark verästelten Baum (Textfig. 10 *II*, *IV*).

Mit der auf Allens und Seydels Auffassung basierten Definition beseitigte Paulli endgültig die Überschätzung der Riechwülste, durch welche Zuckerkandls Absicht vereitelt worden war. Die morphologische Analyse des Siebbeins muß, wie er mehrfach betont, von den Ethmoturbinalien ausgehen. Sie bilden die Basis jedes Homologisierungsversuchs, die Riechwülste aber sind variable Differenzierungsprodukte.

Die von der Sieb- und Seitenplatte entspringenden Ethmoturbinalien ziehen in typischer Weise, nämlich radial geordnet durch den Raum der Regio olfactoria; von der Decke strecken sich die oberen Basallamellen vertikal nach unten, während die unteren von der Lamina transversalis emporsteigen. Da nur eine geringe Zahl von Ethmoturbinalien einen medialen Riechwulst trägt (Textfigur 10), so unterscheidet Paulli sie durch den Namen Endoturbinale (= medialer Riechwulst Zuckerkandls) von den übrigen Lamellen, den Ectoturbinalia. In der systematischen Gruppierung der Endoturbinalia folgt Paulli der bisher allgemein geteilten Ansicht Schwalbes. Er bezeichnet das gewöhnlich weit oralwärts durch die ganze Nasenhöhle reichende Nasoturbinale, dessen Basallamelle der Unterseite des Nasale angeheftet ist, als erstes Endoturbinale, bzw. ersten Riechwulst. Doch verkennt er dessen Sonderstellung durchaus nicht. Nur der hinterste Teil des knöchernen Nasoturbinale gehört dem Siebbein an und ist mit Sinnesepithel bekleidet; der vordere, größte mit Flimmerepithel bedeckte

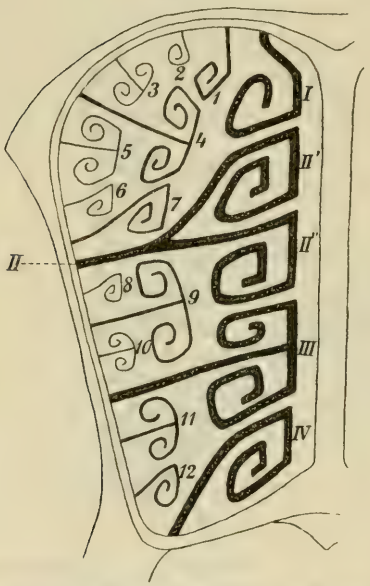
Fig. 10.



Schematischer Schnitt durch das Siebbein, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel, mit fünf Endoturbinalien (*I—V*) und mit einer einfachen Reihe von Ectoturbinalien (*1—6*). Die Basallamellen des zweiten und vierten Endoturbinale sind mit eingerollten, sekundären und tertiären Blättern versehen. Der zweite und fünfte Riechwulst (*II* und *V*) trägt Längsfurchen. Nach S. Paulli.

Teil dagegen werde vom Nasenbein entwickelt. Hinter dem Nasoturbinale folgen die Endoturbinalia *II*, *III*, *IV* und *V* bzw. die vier eigentlichen Riechwülste. Lateral und verdeckt von ihnen liegen die Ectoturbinalien (laterale Riechwülste Zuckerkandl) in den Zwischenräumen der Endoturbinalia als einfache (Textfig. 10) oder doppelte (Textfig. 11) Reihe. Die meisten Ectoturbinalia finden sich zwischen dem ersten und zweiten Endoturbinale; in den folgenden Zwischenräumen nimmt ihre Zahl ab und im letzten oder in den beiden letzten fehlen sie. Die Endoturbinalia und die Ectoturbinalia repräsentieren demnach Bildungen von sehr verschiedenem morphologischen Wert. Die Endoturbinalia treten in der Fünfzahl auf. Da sie bei den Beuteltieren regelmäßig besteht, so vermutet er, die gemeinsame Stammform der Säugetiere dürfte mit fünf Endoturbinalien versehen gewesen sein. Eine größere Zahl ist durch vollständige Spaltung der Basallamellen von fünf ursprünglichen Endoturbinalien, eine Verminderung durch Verschmelzung der Basallamellen oder durch gänzliche Unterdrückung derselben entstanden. Unvollständige Spaltung der Basallamellen vermehrt bloß die Zahl der Riechwülste. Die Ectoturbinalien bieten so wesentliche Verschiedenheiten, daß sie sich nicht auf eine gemeinsame Form zurückführen lassen. Sie sind also analoge Gebilde.

Fig. 11.



Schematischer Schnitt (dicht vor der Siebplatte und ihr parallel) durch ein Siebbein, dessen Ectoturbinalien in zwei Reihen geordnet sind. Nach S. Paulli.

S. Paulli hat außerdem die mit der Nasenhöhle verbundenen Sinus oder pneumatischen Räume in mustergültiger Weise studiert. Seine Klage, daß ihre Beschreibung und Entwicklungsgeschichte bisher ganz vernachlässigt wurde, ja daß, abgesehen von den Tatsachen der menschlichen Anatomie, die genaue Lagebestimmung der Eingangsöffnungen fehle, hat er mit seinen Studien gegenstandslos

gemacht. Sein scharfer Tadel über Zuckerkandls Monographie ist durch seine eignen, besseren Resultate voll berechtigt. Zuckerkandl hat nämlich die Lage der Eingangsöffnungen für die Sinus nicht bestimmt, er hat Teile der Nasenhöhle mit pneumatischen Räumen verwechselt, anderseits einen echt pneumatischen Raum, die Keilbeinhöhle, für einen Abschnitt der Nasenhöhle angesehen. Auch hat er sich der veralteten und schon längst verlassenen Ansicht angeschlossen, daß die pneumatischen Höhlen für den Geruchssinn bedeutungsvoll seien, weil sie Vergrößerung der Nasenhöhle zur Aufnahme des umfangreichen Siebbeins bezweckten, während leere Höhlen sekundär durch Reduktion des Siebbeins entstanden seien. Die Einteilung der Säugetiere in osmatische, anosmatische und eine zwischen beiden stehende Gruppe, die nach der Architektur der Sinus getroffen ist, bewertet Paulli durch den Rat, sie aufzugeben.

An Stelle der verworfenen Ansichten setzte er neue, außerordentlich gründliche Schilderungen aller Eigenschaften der pneumatischen Höhlen, welche er durch sorgfältige Präparation erkannt hat. Man braucht nur seine Methode zu kennen, um die Gewißheit zu erhalten, daß die Resultate gut und zuverlässig sind. Während Zuckerkandl noch über jene Anatomen, welche davor zurückscheuen, den Schädel durch einen medianen Sagittalschnitt entzwei zu teilen, spotten und seine vergleichenden Studien an solchen Medianschnitten als großen Fortschritt betrachten durfte, hat Paulli die pneumatischen Höhlen durch Hinwegmeißeln der äußeren Knochentafeln geöffnet und hierauf den Kopf median durchsägt, die Riechwülste der Endoturbinalia, die Einrollungen der Ectoturbinalia, die sekundären und tertiären Blätter nach und nach abgeschnitten, bis die Basallamellen wie niedere Kämme zurückblieben und die Lagebeziehungen der nun sichtbaren Öffnungen der Höhlen leicht zu bestimmen waren. Außerdem stellte er Querschnitte und, dem Rate Seydels folgend, schräge, der Siebplatte parallele und wenige Millimeter vor ihr gelegte Transversalschnitte durch gefrorene Köpfe her, oder er kombinierte beide Methoden an den Hälften eines Kopfes. Als Resultat seiner mühevollen Arbeit steht jetzt fest, daß die pneumatischen Höhlen ursprünglich als leere, wohl abgegrenzte Ausstülpungen der Schleimhaut von sehr verschiedenen Stellen der Nasenhöhle, namentlich der Regio olfactoria, vorzüglich von den Zwischenräumen zwischen den der oberen und seitlichen Wand des Siebbeins angehefteten Rändern der Ethmoturbinalien entwickelt werden, daher mit Schleimhaut ausgekleidet sind. Sie emanzipieren sich ganz von der Nasenhöhle und stehen mit ihr

bloß durch scharf begrenzte Öffnungen in Verbindung. Wenn man sie bei verschiedenen Säugetieren vergleichen will, so muß, wie Schwalbe und Seydel betont haben, die Lage der Öffnungen als Basis dienen. »Homolog liegende Ausfaltungspunkte geben homologe pneumatische Räume. Alle übrigen Verhältnisse, z. B. die Ausbreitung der Höhlen in den Knochen, haben für die Vergleichung keine Bedeutung.«

An vielen Fällen beweist Paulli das allgemeine Gesetz, daß die Öffnungen der pneumatischen Höhlen an der Seitenwand des Siebbeins zwischen den Ursprungslinien der Basallamellen liegen, aber die Zahl der pneumatischen Räume ist meist viel kleiner als die Zahl der Ethmoidalzwischenräume. Die Ursprungsteile der Höhlen liegen in einer Reihe geordnet, im Fornix die eine Höhle lateral von der andern, in der medialen Orbitalwand die eine unterhalb der andern.

Paulli machte ferner die wichtige Entdeckung, daß die mit Riechwülsten erfüllte Höhle im Stirnbein, welche Zuckerkandl als Pars nasalis des Sinus frontalis, Seydel und Allen als Sinus frontalis gedeutet hatte, gar keine pneumatische Höhle, sondern nur der oberste, hinterste Teil der Regio olfactoria (entsprechend dem Procribrum, s. oben S. 454) ist, welche, von Ethmoturbinalien ausgefüllt, nach vorn unmittelbar in die Nasenhöhle sich fortsetzt; darum verwarf er die Bezeichnung Sinus frontalis als morphologisch wertlos. Ebenso verhält es sich mit den Sinus sphenoidalis. Die Regio olfactoria der Säugetiere reicht nach hinten in den Körper des vorderen Keilbeins hinein und bildet hier eine mehr oder minder tiefe Aushöhlung, die beim erwachsenen Individuum ganz vom Siebbein ausgefüllt (Keilbeinnische Zuckerkandl) und bei mehreren Primaten sekundär abgeschnürt wird. Dieser Raum ist also keine pneumatische Höhle, sondern der hinterste Teil der Nasenhöhle selbst, wie schon Dursy erkannte. Er empfiehlt den Ausdruck Sinus sphenoidalis ganz fallen zu lassen. Im Keilbeinkörper mehrerer Säugetiere findet sich ausnahmsweise eine echte pneumatische Höhle, welche aber mit den Sinus sphenoidalis der Anthropoiden und Menschen nichts zu tun hat.

Wahre pneumatische Höhlen fehlen den Monotremen. Von den untersuchten Beuteltierarten kommen sie nur *Phascolarctus* als selbständige Bildung zu. Die übrigen Ordnungen (abgesehen von den Insectivoren und Chiropteren) weisen entsprechend der Größe der Arten eine stärkere Pneumatisation auf. Die Behauptung Zucker-

KANDLS, daß den pneumatischen Räumen die Aufgabe zufällt, einzelne Teile des bei den Osmatikern mächtigen Geruchsorgans aufzunehmen, ist irrtümlich. Bloß bei einzelnen Säugetieren (*Hyrax*, Carnivoren) erstrecken sich Teile des Siebbeins in die pneumatischen Höhlen hinein, aber dieses Verhalten ist sekundär und zeigt keine Abhängigkeit zwischen der Entwicklung der pneumatischen Räume und dem Zustand des Siebbeins an. Der Sinus maxillaris, die ursprüngliche Form der Pneumatizität, ist ein den placentalen Säugetieren typischer pneumatischer Raum, der vom mittleren Nasengang (oberhalb des Maxilloturbinale) unmittelbar vor dem Siebbein entwickelt wird, nach hinten durch den Vorderrand der Seitenplatte, nach vorn durch die Verlängerung des Nasoturbinale begrenzt.

Der Sinus maxillaris liegt im Oberkiefer, verlängert sich aber bei den meisten in mehrere Knochen: Jugale, Palatinum, Lacrymale, Nasale, Frontale, Prae- und Basisphenoid. Bei verschiedenen Säugetieren (Ungulaten, Edentaten, Nagern) werden einzelne Ethmoturbinalien selbständig pneumatisiert, indem entweder die Nasenschleimhaut sich von einer kleinen, begrenzten Stelle in die ursprünglich solide Anlage des Ethmoturbinale hineinfaltet und in dieser eine oft ansehnliche Höhle bildet oder indem die pneumatischen Räume in den Schädelknochen Verlängerungen in die Basallamellen der Ethmoturbinalien senden. Bei manchen Arten werden besondere pneumatische Höhlen von sehr verschiedenen Punkten der Nasenhöhle oder vom Schlundkopf aus entwickelt, z. B. der Sinus malaris der Perissodactylen. Der Umfang der Pneumatizität steht in direktem Verhältnis zur Größe des Tieres; je größer die Art, um so größer der Bereich der Höhlen; den kleinsten Arten fehlen sie vollständig. Die Bedeutung der Pneumatisation liegt in der Ersparung von Knochenmaterial und der durch die Anpassung bedingten Ausformung des Schädels.

Entwicklungsgeschichtliche Studien.

Nachdem ich die wichtigen Resultate, welche die Untersuchung der Nasenhöhle erwachsener Säugetiere in den letzten dreißig Jahren gefördert hat, übersichtlich besprochen habe, will ich die entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten kurz würdigen. Dieselben sind naturgemäß in den siebziger und achtziger Jahren wegen Mangels der entsprechenden Technik spärlich gewesen und erst in den letzten fünf Jahren eifriger betrieben worden.

BORNS Schüler, E. LEGAL, hat im Jahre 1883 einige kurze, aber

treffende Bemerkungen über die Entwicklung der unteren Muschel beim Schwein veröffentlicht, welche von allen späteren Forschern bestätigt wurden. Sie lauten (7, S. 365): »Das Lumen der Nasenhöhle wird durch die mächtig dicken Muschelwülste anfänglich sehr beeinträchtigt. Durch Spalten, welche von der Nasenhöhle aus immer tiefer in dieselbe eindringen, findet erst allmählich eine Vergrößerung des Lumens statt. Die untere Muschel stellt bei Schweinsembryonen von etwa 4 cm Länge nur eine flache Erhebung an der äußeren Wand der Nasenhöhle dar und ist nur über dem vorderen Teil der primitiven Choane durch eine zunächst noch mit Epithel gefüllte Spalte besser abgegrenzt, welche von der Nasenhöhle aus bogenförmig unter den unteren Muschelwulst eindringt. Diese Spalte wird bald tiefer und erhält ein deutliches Lumen; man kann sie mit einer Nische vergleichen. Bei Embryonen von etwa 5 cm Länge erhält die untere Muschel aber auch von oben her durch eine in ähnlicher Weise erscheinende Spalte, die aufwärts konvex gebogen ist, eine scharfe Abgrenzung. Später wird die Muschel durch Verbreiterung der Spalten und Nischen dünner und schlanker.«

Neun Jahre später (1892) berichtete Zuckerkandl (15 c und d) über die Entwicklung der menschlichen Nasenhöhle. Bei einem Embryo von 2 Monaten ragen von der Seitenwand der Nasenkapsel zwei Wülste, die Anlage des Maxilloturbinale und des Siebbeins vor. Zwischen beiden zieht ein enger Spalt, der primäre mittlere Nasengang. Bei einem dreimonatlichen Embryo ist der ursprünglich glatte Siebbeinwulst durch eine seichte Furche (Fissura ethmoidalis inferior) in zwei Riechwülste geteilt. Der untere Wulst ist die spätere, mittlere Nasenmuschel, der obere Wulst die primäre obere Nasenmuschel. Bei einem 74 mm langen Embryo tritt an der primären oberen Muschel knapp über ihrem freien Rande eine zweite, kurze Rinne (Fissura ethmoidalis superior) auf, welche die primäre, obere Muschel in die größere, definitive obere Muschel und die mittlere Siebbeinmuschel teilt. »Drei Siebbeinmuscheln repräsentieren demnach die typische Faltungsweise des Siebbeins.« Die mittlere Siebbeinmuschel hat sehr wechselndes Schicksal. Anfangs oberflächlich gelagert, sinkt sie später zwischen den beiden Nachbarmuscheln ein oder bleibt im Wachstum zurück, dann wächst die obere Muschel deckelartig über die mittlere Muschel abwärts. In einzelnen Fällen tritt an der definitiven, oberen Muschel abermals eine Faltung in zwei Muscheln auf, so daß die Siebbeinanlage vier Muscheln besitzt.

Auf Anregung von H. Strasser hat A. Schoenemann durch eine Arbeit (11) die Frage behandelt, ob die Muscheln als Duplikatur der Nasenschleimhaut vorwachsen, wie Hertwig, Mihalkowics und Schultze lehrten, oder ob Legal Recht habe. Er bestätigte die Angaben des letzteren und zeigte, daß nicht nur die untere Muschel, sondern sämtliche andre Muscheln gebildet werden, indem Epithelkanäle bzw. Epithelzapfen, Epitheltaschen bzw. Epithellamellen von dem Epithel der Nasenhöhle in das Massiv der seitlichen Nasenwand eindringen und einzelne Felder abspalten, welche zu Muscheln umgewandelt werden. Also fissurieren die vom Lumen vordringenden Epitheltaschen die laterale Nasenwand. Schoenemann legt auf diese Tatsache ein ganz besonderes Gewicht und hebt mit Recht hervor, daß damit die ältere Meinung vom Einwachsen der Muschelfalten in das Lumen der Nasenhöhle widerlegt ist. Die Spalten der seitlichen Nasenwand bilden insgesamt ein System unter sich zusammenhängender Furchen, zwischen denen einwärts ragende Teile der Wandung als Muscheln stehen bleiben.

Die obere Legalsche Furche trennt das Gebiet der primordialen Nasenhöhlenseitenwand in eine untere, durch die untere Legalsche Furche noch schärfer herausmodellierte Abteilung, die spätere untere Muschel und in eine obere Abteilung, welche von einer dritten Furche, der Fissura ethmoidalis lateralis, in ein hinteres, pyramidenförmiges Feld, Basoturbinale, als Bildungsmaterial für die späteren Hauptsiebbeinmuscheln und ein vorderes Feld, Nasoturbinale, geteilt wird. Die Fissura ethmoidalis, eine bogenförmige, seitliche Spalte, grenzt das Basoturbinale nach außen hin ab. Eine andre Spalte streckt sich längs der Nasenscheidewand gegen die Decke der Nasenhöhle und der Schädelbasis hin, Fissura ethmoidalis medialis. Durch weiteres Eindringen von Spalten und Kanälen, welche von den Hauptfissuren ihren Ausgang nehmen, erhält die Nasenhöhlenseitenwand ein kompliziertes Relief. Diese Gang- und Spaltbildungen werden später zu den eigentlichen Nebenhöhlen. Bei neugeborenen Katzen dringen von der Fissura ethmoidalis medialis drei Spalten in das Massiv des Basoturbinale hinein. Später aber vermehren sich die Spalten derart, daß das ganze Basoturbinale aus einem Komplex von Blättern zusammengesetzt erscheint. Auch die laterale Furche des Basoturbinale und die dieser zugekehrte Fläche der Seitenwand der Nasenhöhle, also die laterale Begrenzungswand der Fissura ethmoidalis lateralis, werden vom Epithel in Angriff genommen. So entstehen die zahlreichen Conchae obtectae.

K. Peter (Fig. 10 *a*, *b*) bestätigte die Ansicht von Schoenemann und Legal: Die Muscheln entstehen nicht als aktive Einstülpungen ins Lumen der Nasenhöhle, sondern werden mittels Furchen aus der lateralen Wand herausgespalten. Zwei ganz verschiedene Stellen der Nasenschleimhaut dienen als Mutterboden für den hochentwickelten Muschelapparat. Beim Kaninchen bilden sich im vorderen Teil des Riechsackes durch Wachstum der zwischen ihnen liegenden Furchen zwei übereinander liegende, konvex ins Lumen hineinragende Wülste der lateralen Wand, das Maxillo- und Nasoturbinale. Die oberen Partien der septalen Wand der Riechgrube knicken sich in ihrem oralen Teile und bilden ein Dach der Nasenhöhle. Aus diesem werden von vorn nach hinten fortlaufende kegelförmige Wülste, die Anlagen der hinteren Muscheln (Ethmoturbinalia) abgegliedert. Zunächst entsteht aus der septalen Wand eine einheitliche Anlage, das »primäre Ethmoturbinale«, aber bald durch eine seichte Furche in zwei »sekundäre Ethmoturbinalia«, nämlich die beiden ersten Riechwülste zerfallend. Dahinter werden vom Dach der Nasenhöhle noch zwei kegelförmige Wülste, »primäre Ethmoturbinalien« abgegliedert und durch Furchen in sekundäre Ethmoturbinalien geteilt. Es sind also deutlich zwei Prozesse zu unterscheiden: die primären Ethmoturbinalien entstehen selbständig hintereinander, die sekundären werden durch Furchen auf den primären abgetrennt. Peter betrachtet diese Behauptung als wichtigen Fortschritt und widerspricht sehr energisch der Behauptung Schoenemanns, das Basoturbinale = erstes primäres Ethmoturbinale (Peter) werde aus der lateralen Wand ausgefurcht. Ebenso scheint ihm die Angabe Schoenemanns falsch, daß die einzelnen Riechwülste durch Furchenbildung auf dem Basoturbinale entstehen. Denn nach seiner Beobachtung teilt sich nur das erste Ethmoturbinale und die übrigen Riechwülste entstehen ganz selbständig.

Peter hat auch die Anlagen der Cribralsäcke an seinen Modellen gesehen, jedoch nicht recht verstanden, wie seine Darstellung zeigt: Lateral vom Ethmoturbinale *I* werden zwei nach hinten gerichtete Ausstülpungen angelegt und in weitgehender Weise umgebildet. »Dadurch entsteht ein verwickeltes Gangsystem, welches in der Seitenansicht buckelartige Hervorragungen, denen innen Spalten entsprechen, erkennen läßt, zwischen denen Einbuchtungen stehen geblieben sind, welche innen als Wülste erscheinen.« Dieses Gangsystem hat drei Ausbauchungen, welche durch tiefe Furchen geschieden sind. Sie bilden zwei aus der dorsalen Bucht ins Nasenlumen einragende

Wülste, die Conchae obtectae, laterale Riechwulstreihe (Zuckerkandls) sive Ectoturbinalia (Paulli).

Nach dem Ursprung aus verschiedenen Stellen des Riechsackes teilt Peter die Muscheln in die Gruppe der seitlichen Muscheln, Conchae laterales, welche aus der seitlichen Wand der Nasenhöhle entspringen, und in die Gruppe der medialen Muscheln, Conchae mediales sive Ethmoturbinalia, welche aus den hinteren, oberen Partien der septalen Wand des Riechsackes entstehen. Die Gruppe der seitlichen Muscheln zerfällt wieder in zwei Unterabteilungen, nämlich die Conchae laterales anteriores, Maxilloturbinale und Nasoturbinale und die Conchae laterales posteriores sive Conchae obtectae. Mit Recht erklärt er als ein wichtiges Resultat seiner Untersuchungen die Erkenntnis, daß das Nasoturbinale wegen seiner Genese von den Ethmoturbinalien absolut verschieden ist und mit dem Maxilloturbinale größere Verwandtschaft zeigt. Ferner vertritt er die Meinung, die knorpeligen Stützen entwickeln sich zu spät, um für die Beurteilung des morphologischen Wertes der Muscheln benutzt zu werden. Letzterer sei lediglich nach der frühesten Genese zu beurteilen, und man dürfe dabei ganz vom Skelett absehen; einige Wülste mit ganz ähnlichen Stützlamellen entwickeln sich in differenter Weise. Darum verwirft er auch Gegenbaurs Definition. Für die Homologisierung der Muscheln müsse man von der ersten Entwicklung ausgehen und dürfe nicht die viel später entstandenen knorpeligen oder knöchernen Stützen derselben vergleichen. Er zieht zum Schluß, freilich etwas zögernd und unbestimmt, die Homologie ganz richtig. Die Untersuchungen Beeckers (2, S. 600) haben seine Ansichten durchaus bestätigt. Die verworrene Parallele, welche Mihalkowics ausgesprochen hatte, wird mit Recht verurteilt.

Eine ganz abweichende Ansicht hat sich O. Seydel (13 b) durch Studien an Embryonen von *Echidna* gebildet. Er zweifelt, ob das Maxilloturbinale den Muschelbildungen der Schildkröten, Saurier und Ophidier homolog sei. Die faltenartige Form, die horizontale Stellung und die Ausdehnung durch die ganze Länge der Nasenhöhle sprächen dagegen. Nach seiner Meinung ist das Maxilloturbinale und seine faltenförmige Verlängerung, die sich nach vorn bis zur Apertura nasalis externa fortsetzt, homolog der Schleimhautfalte, welche bei *Testudo* und den Emyden als laterale Grenzfalte die Pars olfactoria von der Pars respiratoria, bei den Urodelen (und Anuren) als obere Begrenzungsfalte die seitliche Nasenrinne vom Cavum nasale ab-

grenzt. Demnach wäre das Maxilloturbinale der Säugetiere aus der Gruppe der echten Muscheln zu streichen. Es entstehe in der Wirbeltierreihe, ohne jemals eine Beziehung zur Endausbreitung des N. olfactorius zu haben, und charakterisiere sich hierdurch als unechte Muschel.

Das Nasoturbinale scheint ihm eine erst im Säugetierstamme selbst entstandene Bildung zu sein, deren Genese noch durch spezielle Untersuchung aufgeklärt werden muß.

Die erste Anlage der Siebbeinmuscheln tritt bei *Echidna*-Embryonen als eine gegen das Lumen der Nasenhöhle gerichtete Vorwölbung der seitlichen Nasenwand auf. Durch ihre Lage im Bereich der Regio olfactoria, dem Dach und der hinteren Wand der Nasenhöhle angeschlossen, stimme sie mit dem Muschelwulst der erwachsenen Landschildkröte überein und liege ähnlich wie die Muschelanlage bei Sauriern und Ophidiern. Daher erklärt er den Siebmuschelwulst, der die echten Siebbeinmuscheln hervorgehen läßt, den echten Muschelbildungen der Reptilien homolog.

Der weiter differenzierte Riechmuschelwulst des älteren *Echidna*-Embryos 47 ist durch zwei von oben nach unten verlaufende Furchen in drei hintereinander angeordnete Abschnitte, die Muschelanlagen, gegliedert. Die erste und zweite Muschel hat eine knorpelige Stütze. Wichtig erscheint ihm, daß die Siebbeinmuscheln aus einer einheitlichen Anlage hervorgehen, welche sich vergrößert und gliedert. Er versuchte nun den einfachen Zustand der Riechmuschelanlage vom Beuteljungen 47 mit dem komplizierten Bau des Siebbeinlabyrinths bei erwachsenem *Echidna* in Beziehung zu bringen und kritisiert dabei Schwalbes und Zuckerkandls Ansichten. Zur Beurteilung des Siebbeins genüge es nicht, von den Riechwülsten, sei es nun den medialen oder lateralen, auszugehen. Die feinere Analyse des Siebbeinlabyrinths muß den Zusammenhang der Riechwülste untereinander und mit der lateralen Nasenwand feststellen. Dadurch findet man, daß eine kleinere oder größere Zahl von Riechwülsten miteinander und durch eine gemeinsame »Ursprungslamelle« mit der lateralen Nasenwand in Verbindung steht. Eine solche, oft sehr kompliziert gebaute Bildung muß als Einheit aufgefaßt und Muschel (= Ethmoturbinale) genannt werden. Bei osmatischen Säugetieren gibt es Hauptmuscheln (sie sind am stärksten entfaltet, ragen medianwärts bis an das Septum und besitzen ein oder zwei mediale und eine wechselnde Zahl von lateralen Riechwülsten), ferner Nebenmuscheln (sie erreichen das Septum nicht, sind geringer

entfaltet und besitzen einfachere Form als die Hauptmuscheln. Ihnen gehören ausschließlich laterale Riechwülste an.

Die Hauptmuscheln erscheinen als der wesentliche, charakteristische, die Nebenmuscheln als zufälliger Bestandteil des Siebbeinlabyrinths. Bei den von ihm geprüften Säugern stand der erste und zweite Riechwulst (= Proturbinale und Epiturbinale) durch eine gemeinsame Ursprungslamelle mit der lateralen Nasenwand in Verbindung. Beide gehören also einer Muschel an, der dritte und vierte Riechwulst dagegen sind jeder für sich je eine weitere Muschel, so daß drei Hauptmuscheln bestehen.

Der historische Rückblick zeigte sicher zur Überraschung des Lesers, welch große Umwege zum morphologischen Verständnisse der Nasenhöhle führten und wie auffallend lange es dauerte, bis das einseitige Studium des knöchernen Skeletts durch die Beachtung der Weichteile und der Entwicklungsgeschichte ergänzt wurde. Naheliegende physiologische Erwägungen haben den Fortschritt wesentlich verhindert, besonders was die Deutung der Nasenmuscheln anlangt. Trotz Gegenbaurs klarem Ratschlage blieben die meisten Forscher in der Ansicht befangen, daß die Muscheln in der Nase angebracht seien, damit die Nasenhöhle verengt und schmale Gangspalten erzeugt würden, um die Atemluft in kleinere Ströme zu zerteilen und erwärmt an die Ausbreitungsstätte des Riechnerven zu leiten. Diese teleologische Auffassung hinderte die meisten, die Form des inneren Nasenreliefs zu erfassen und durch den Vergleich mit den Sauropsiden morphologisch zu bewerten. Jetzt aber scheinen mir durch die gemeinsame Arbeit von Seydel, Paulli, Schoenemann, Peter und meinen Schülern die Grundzüge der Nasenstilistik sicher festgestellt.

Nachtrag.

Im vorigen Jahre ist es mir aus ganz zufälligen Gründen leider nicht möglich gewesen, die Abhandlung (13 b) von O. Seydel in Semons Reisewerk einzusehen. Daher wußte ich nicht, daß Seydel nicht bloß die Entwicklung der Nasen- und Mundhöhle bei *Echidna* verfolgt, sondern auch allgemeine, vergleichend-anatomische Probleme, z. B. die Frage diskutiert hat, warum das Jacobsonsche Organ der Säugetiere in den Canalis nasopalatinus, bei Sauriern und Ophidiern am Mundhöhlendache, bei Schildkröten und Amphibien in die Nasenhöhle selbst mündet. Durch Beobachtungen an Embryonen von *Echidna* gewann er den Eindruck, daß bei der Bildung des sekun-

dären Gaumens das vorderste Ende der Choanenspalte oder wie Seydel immer sagt, der Apertura nasalis interna, welches die Mündung des Jacobsonschen Organs enthält, als ein kurzer Kanal, Canalis nasopalatinus, erhalten bleibt. Da die Gaumenfortsätze sich in medianer Naht vereinigen und die lange Choanenspalte nebst einem erheblichen Teil des primären Rachendaches unterlagern, so werde die Apertura interna in das definitive Cavum nasale einbezogen, sowie die orale Fläche des Nasenseptums dem Mundhöhlendache entzogen. Bloß kleine Abschnitte beider Teile verbleiben dem Mundhöhlendache, nämlich ein unbedeutender vorderster Teil des Septums als Papilla palatina und der vorderste Rand der schräg gestellten Apertura interna als Canalis nasopalatinus.

Also hat Seydel früher als ich und Beecker die von uns selbständig gefundene Deutung vertreten, daß die Gaumenpapille die sichere Grenzmarke des Choanenvorderrandes ist. Seiner Ansicht, daß der übrige Teil der Choane durch die Verwachsung der Gaumenfortsätze in das definitive Cavum nasale einbezogen werde, stimme ich dagegen nicht bei. Denn, wie mir scheint, bleibt die Choane, trotzdem sie auf eine gewisse Strecke durch den harten Gaumen unterbrochen wird, stets der ventrale Grenzrand des epithelialen Nasenschlauches. Wenn aus der Mundhöhle durch die Verwachsung der Gaumenfortsätze ein neuer Gang, Ductus nasopharyngeus, abgeschieden wird und die Choanen in dessen Lumen schauen, so ist dadurch nichts an ihrer Eigenschaft als Öffnungsrand der Nasenhöhle geändert worden.

Ebensowenig halte ich Seydels Deutung der Zustände bei Sauriern zutreffend, die er übrigens nicht auf eigne Untersuchungen gründete. Er glaubt: die Apertura interna und der ihr entsprechende Abschnitt der primären Nasenhöhle, sowie die Gaumenfortsätze jeder Seite haben sich erheblich in die Länge gestreckt. Der vordere Rand der Apertura interna ist samt dem primären Mundhöhlendache gegen das Rachendach gesenkt worden. Mit der Entfaltung des Jacobsonschen Organs bilde sich ein sekundärer Nasenboden oberhalb der Apertura interna. Dadurch werde ein Teil des primären Cavum nasale, welcher der seitlichen Nasenrinne der Urodelen und der Pars respiratoria von *Testudo* homolog ist, von der definitiven Nasenhöhle abgeschlossen und als Gaumenrinne in die Mundhöhle einbezogen. Der laterale Rand der Apertura interna sei in die laterale Wand der Gaumenrinne aufgegangen und von den medianwärts vorwachsenden mittleren Teilen der Gaumenfortsätze von unten

her verdeckt worden. Auch ein lateraler Streifen des Mundhöhlendaches werde in die Wand der Gaumenrinne einbezogen. Die Öffnung des JACOBSONschen Organs und der Tränenkanal verliere die Beziehung zur Nasenhöhle; sie würden vollkommen abgeschnürt und ihre Mündung in die Mundhöhle verlegt. Da die von meinem Schüler A. BEECKER angestellten Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Nasenschlauches und der lang gestreckten Choanenrinne bei *Lacerta* und *Anguis* ganz andre Vorgänge enthüllten, insbesonders die Gaumenrinne (im Sinne von MIHALKOVICS und SEYDEL) als einen wahren Abschnitt des epithelialen Nasenschlauches nachwiesen, empfiehlt es sich, die ziemlich verwickelte Lehre SEYDELS fallen zu lassen.

Literaturverzeichnis.

1) ALLEN, H., On a Revision of the Ethmoid Bone in the Mammalia, with special Reference to the Description of this Bone and of the Sense of Smelling in the Cheiroptera. Bulletin of the Museum of compar. Zoology at Harvard College. Cambridge. Vol. 10. No. 3. pag. 135—164. 1882.

2) BEECKER, A., Vergleichende Stilistik der Nasenregion bei den Sauriern, Vögeln und Säugetieren. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXXI. S. 565—619. 1903.

3) BORN, G., Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. I—II. Morpholog. Jahrbuch. Bd. V. 1879.

4) BROCA, P., Anatom. comp. des Circonvolutions cérébrales. Rev. d'Anthropol. III. Serie. Tom. I.

5) DURSY, E., Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes. Tübingen 1869.

6a) GEGENBAUR, C., Über die Nasenmuscheln der Vögel. Jenaische Zeitschrift. 1873.

6b) —— Grundriß der vergleichenden Anatomie. 1878.

6c) —— Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Bd. I. Leipzig 1898.

7) LEGAL, E., Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. Morpholog. Jahrbuch. Bd. VIII. 1883.

8a) VON MIHALKOVICS, V., Bau und Entwicklung der pneumatischen Gesichtshöhlen. Verhandlungen der Anatom. Gesellsch. Bd. X. S. 44—63. 1896.

8b) —— Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Nase und ihrer Nebenhöhlen. Handbuch der Laryng. und Rhinol. Wien 1896.

8c) —— Nasenhöhle und JACOBSONsches Organ. Anatom. Hefte. Bd. XI. 1898.

8d) —— Untersuchungen über die Entwicklung der Nase und ihrer Nebenhöhlen. Math.-nat. Berichte aus Ungarn. Bd. XV. 1899.

9) Paulli, S., Über die Pneumaticität des Schädels bei den Säugethieren.
I. Über den Bau des Siebbeines. Über die Morphologie des Siebbeines und die der Pneumaticität bei den Monotremen und den Marsupialiern. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXVIII. S. 147—178. 1900.
II. Über die Morphologie des Siebbeines und die der Pneumaticität bei den Ungulaten und Proboscideu. S. 179—251.
III. Über die Morphologie des Siebbeines und die der Pneumaticität bei den Insectivoren, Hyracoideen, Chiropteren, Carnivoren, Pinnipedien, Edentaten, Rodentiern, Prosimiern und Primaten. Nebst einer zusammenfassenden Übersicht über die Morphologie des Siebbeines und die der Pneumaticität des Schädels bei den Säugethieren. S. 483—564.

10a) Peter, K., Anlage und Homologie der Muscheln des Menschen und der Säugetiere. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. LX. 1902.

10b) —— Die Entwicklung des Geruchsorgans und Jacobsonschen Organs in der Reihe der Wirbeltiere. Bildung der äußeren Nase und des Gaumens. Handbuch der vergl. und experiment. Entwicklungslehre der Wirbeltiere von O. Hertwig. Jena, O. Fischer. 4. und 5. Lieferung. 1902.

11) Schoenemann, A., Beitrag zur Kenntnis der Muschelbildung und des Muschelwachstums. Anatomische Hefte. Bd. VIII. 1901.

12) Schwalbe, G., Über die Nasenmuscheln der Säugetiere und des Menschen. Schriften der physikal.-ökonom. Gesellschaft zu Königsberg. 23. Jahrg. 1882.

13a) Seydel, O., Über die Nasenhöhle der höheren Säugetiere und des Menschen. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XVII. 1891.

13b) —— Über die Entwicklungsvorgänge an der Nasenhöhle und am Mundhöhlendach von Echidna, nebst Beiträgen zur Morphologie des peripheren Geruchsorgans und des Gaumens der Wirbeltiere. Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel von R. Semon. 3. Bd. Jena 1899.

14) Solger, B., Beiträge zur Kenntnis der Nasenwandung und besonders der Nasenmuscheln der Reptilien. Morpholog. Jahrbuch. Bd. I. Heft 3.

15a) Zuckerkandl, E., Das periphere Geruchsorgan der Säugetiere. Eine vergleichend-anatomische Studie. F. Enke. Stuttgart 1887.

15b) —— Über die morphologische Bedeutung des Siebbeinlabyrinths. Nach einem im Verein der Ärzte zu Graz am 13. Juni 1887 gehaltenen Vortrage. Dr. Wittelshöfers Wiener med. Wochenschrift (Nr. 39 und 40). 1887.

15c) —— Die Siebbeinmuscheln des Menschen. Anatom. Anzeiger. Bd. VII. 1892. S. 13—25.

15d) —— Die Entwicklung des Siebbeines. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft. VI. 1892.

15e —— Normale und pathologische Anatomie der Nasenhöhle und ihrer pneumatischen Anhänge. Bd. I. 1893.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Leibeshöhle und der Genitalanlage bei den Salmoniden.

Von

Dr. U. Böhi

in Zürich.

(*Aus dem anatomischen Institut in Zürich.*)

Mit Tafel XIII und 37 Figuren im Text.

Der ursprüngliche Zweck meiner Arbeit war, die Genitalanlage der Salmoniden und zwar zunächst bis zur Differenzierung des Geschlechts einer systematischen Untersuchung zu unterziehen. Je mehr ich mich aber in diesen Gegenstand einarbeitete, um so mehr stellte sich das Bedürfnis ein, dieselbe durch Einbezug der Entwicklung der Leibeshöhle auf eine breitere Grundlage zu stellen. Immer schärfer trat nämlich zutage, in wie nahen Beziehungen in gewissen Entwicklungsstadien die Entwicklung der Leibeshöhle zu der Entwicklung der Genitalanlage steht, und wie es sozusagen unmöglich ist, über diese Verhältnisse eine klare Vorstellung zu gewinnen, ohne dieselben eingehender studiert zu haben. Jedoch nicht allein diese Wahrnehmung, sondern auch der Umstand, daß meines Wissens die Entwicklung der Leibeshöhle der Knochenfische bislang noch keine Bearbeitung gefunden hat, drängten mich dazu, an diese zwar allerdings sehr heikle Aufgabe zu gehen.

Ich war mir von Anfang an der Schwierigkeiten, die meiner warteten, bewußt, und dies um so mehr, als mir dabei jede literarische Wegleitung fehlte. Diese Schwierigkeiten lagen aber noch weit weniger in den minimalen Größenverhältnissen, mit denen es zu rechnen galt, als vielmehr in der Deutung des Beobachteten und in

der Klarlegung der oft sehr komplizierten Vorgänge, wie sie in den verschiedenen Entwicklungsstadien vorkommen.

Ich bringe die Resultate meiner Untersuchungen nur soweit zur Veröffentlichung, als sie sich auf die Entwicklung der indifferenten Genitaldrüse beziehen, und behalte mir vor, in einer spätern Arbeit die Differenzierung eingehender zu besprechen.

Diesen Anlaß benutze ich zugleich, Herrn Prof. Felix für das rege Interesse, das er meiner Arbeit stets entgegenbrachte, sowie für die kundige Wegleitung, mit der er mir zur Seite stand, meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen.

Die Entwicklung der Geschlechtsdrüse von Trutta fario und Salmo salar.

I. Teil. Die Entwicklung der indifferenten Keimdrüse.
I. Entwicklung der Leibeshöhle.
II. Entwicklung der ersten Genitalanlage.
III. Entwicklung der Genitalfalte.
1. Genitalleiste.
2. Genitalfalte.

I. Entwicklung der Leibeshöhle.

Eigne Beobachtungen.

Das Material für meine Untersuchungen stand mir qualitativ sowohl als quantitativ in reicher Ausbeute zur Verfügung, und zwar stellte mir Herr Prof. Ruge zu diesem Zwecke die Forellenserien des hiesigen anatomischen Instituts und Herr Prof. Felix die Lachsserien seiner reichhaltigen Privatsammlung in freigebigster Weise zur Verfügung, wofür ich diesen beiden Herren meinen verbindlichsten Dank entbiete.

Zum Studium der ersten Stadien der Cölomentwicklung verwendete ich Forellenserien. Da aber die Embryonen auf dem Dotter fixiert waren und beim Abpräparieren des Embryos vom Dotter Verletzungen der Leibeshöhle nur schwer oder auch gar nicht zu umgehen waren, sah ich mich später veranlaßt, zu Lachsserien zu greifen. Bei diesen war der Dotter an lebenden Exemplaren entfernt worden.

Die Embryonen wurden nämlich ohne Verletzung frisch aus der Eihülle heraus präpariert und kamen dann lebend in physiologische Kochsalzlösung, in welcher sie sich ziemlich lebhaft bewegten. Der

Dottersack wurde dann an einer Stelle eingeschnitten, worauf sich der Dotter unter Bewegung des Embryos entleerte.

Forellenembryo vom 24. Tage.

Die erste Anlage einer Leibeshöhle fand ich bei einem Embryo vom 24. Tage nach der Befruchtung, bei einer Körperlänge desselben von 2,4 mm (Serienmessung). Sie beschränkte sich jedoch nur auf den Kopf und fand sich hier als eine feine Spalte, die sich in cranio-caudaler Richtung über 13—16 Schnitte zu 10 μ erstreckte.

Forellenembryo vom 26. Tage nach der Befruchtung.

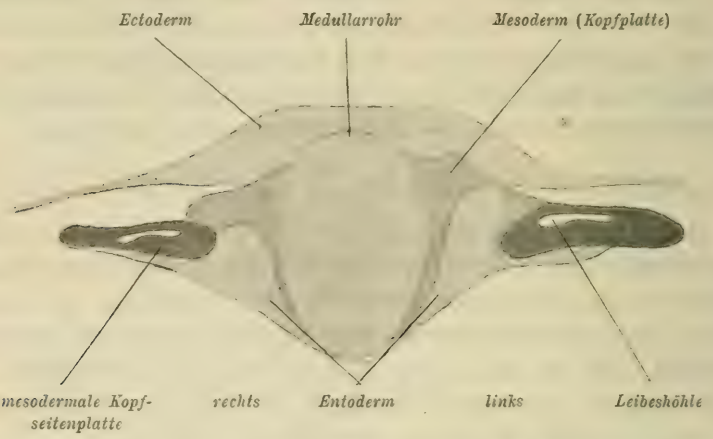
Bei einem Forellenembryo vom 26. Tage, mit 12 Ursegmentpaaren und einer Körperlänge von 2,85 mm (Serienbestimmung) erstreckt sich die Leibeshöhle in einer Länge von 0,24 mm vom vorderen Rande des Gehörbläschens bis zum vorderen Rande des ersten Ursegments. Sie ist also immer noch auf den Kopf beschränkt. Ihr cranio-caudaler Durchmesser beträgt, die Breite des Ursegments zu 0,07 mm berechnet, $3^1/_2$ Ursegmentbreiten.

Über die Ausdehnung des transversalen Durchmessers ist folgendes zu bemerken: Die Leibeshöhle verhält sich im cranialen und caudalen Abschnitte des Kopfmesoderms verschieden und da das Kopfmesoderm dem Rumpfmesoderm analoge Verhältnisse erkennen läßt, so können wir dieselben in der Weise parallelisieren, daß wir, entsprechend der Ursegmentplatte, von einer Kopfplatte und entsprechend der Rumpfseitenplatte von einer Kopfseitenplatte des Mesoderms sprechen. Nur in der Kopfseitenplatte unsres Embryos beobachten wir zwischen Somatopleura und Splanchnopleura eine spaltförmige Trennung, die Leibeshöhle, die sich im cranialen Abschnitte über einen großen Teil des transversalen Durchmessers erstreckt (Fig. 1). Im caudalen Abschnitte des Kopfmesoderms, wo sich dasselbe lateral über den Dotter vorzuschieben beginnt und dadurch im Vergleiche mit dem cranialen breiter wird, liegt die Leibeshöhle nur noch in der medialen Hälfte der Seitenplatte (Fig. 2).

Als wirklicher Spaltraum läßt sich die Leibeshöhle nur bis zum ersten Ursegment verfolgen; von da an legen sich Somato- und Splanchnopleura der Seitenplatte in Gestalt zweier scharf gegeneinander abgesetzter Blätter aneinander. Wir können daher von einer offenen oder manifesten und einer geschlossenen oder latenten Leibeshöhle sprechen. Da auf dem Wege von Fig. 1 zu Fig. 2 die Kopfplatte des Mesoderms sich verschmälert, kommen die beiden

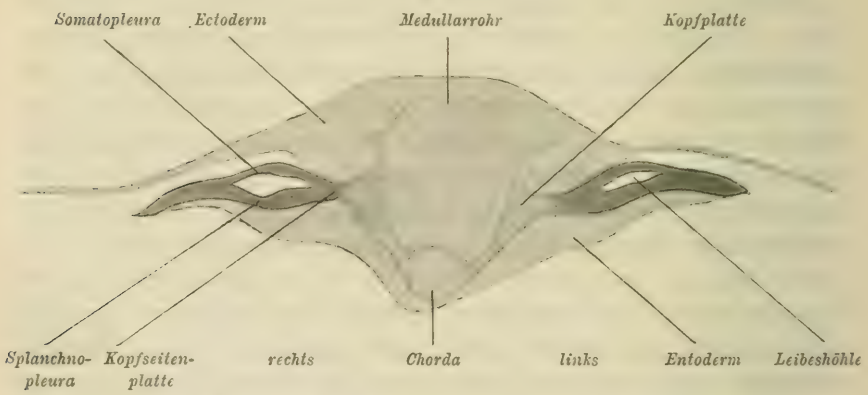
Kopfseitenplatten und mit ihnen die Leibeshöhle näher an die Medianebene des Körpers zu liegen. Der Grund für die Verbreiterung der Kopfplatte im cranialen Abschnitte des Kopfes kann vielleicht in dem

Fig. 1.



Forellenembryo vom 26. Tage nach der Befruchtung. Querschnitt in der Mitte zwischen Augen- und Gehörbläschen; Kopfplatte durch dunkleres Grau, Kopfseitenplatte durch Schwarz markiert, Leibeshöhle nur im Bereich der Kopfseitenplatte vorhanden. Vergr. 150/1, reduziert 110/1.

Fig. 2.



Forellenembryo vom 26. Tage nach der Befruchtung. Querschnitt, 17 Schnitte à 10 μ caudalwärts von dem vorigen, zeigt Verschmälerung der Kopfplatte und ventral vom Medullarrohr die Chorda. Farbentöne wie bei Fig. 1. Vergr. 150/1, reduziert 110/1.

Einflusse gesucht werden, welchen die sich entwickelnden Kiementaschen des Entoderms auf das Kopfmesoderm ausüben. Die latente Leibeshöhle erstreckt sich in diesem Embryo nicht bloß über die Region sämtlicher ausgebildeter Ursegmente, sondern sogar noch

etwa 5 Ursegmentbreiten über das letzte Ursegment hinaus und würde folglich bis zur Anlage des noch nicht abgrenzbaren 17. Ur-

Fig. 3.

Forellenembryo vom 25. Tage nach der Befruchtung. Querschnitt der linken Körperseite, die latente Leibeshöhle bildet eine feine, die Somatopleura von der Splanchnopleura trennende Linie. Vergr. 260/1.

segments reichen. In sämtlichen Ursegmenten ist keine Cölomlichtung bemerkbar; die Seitenplatte wird jeweils gegen das entsprechende Ursegment durch ein Mittelblatt scharf abgeschlossen (Fig. 3).

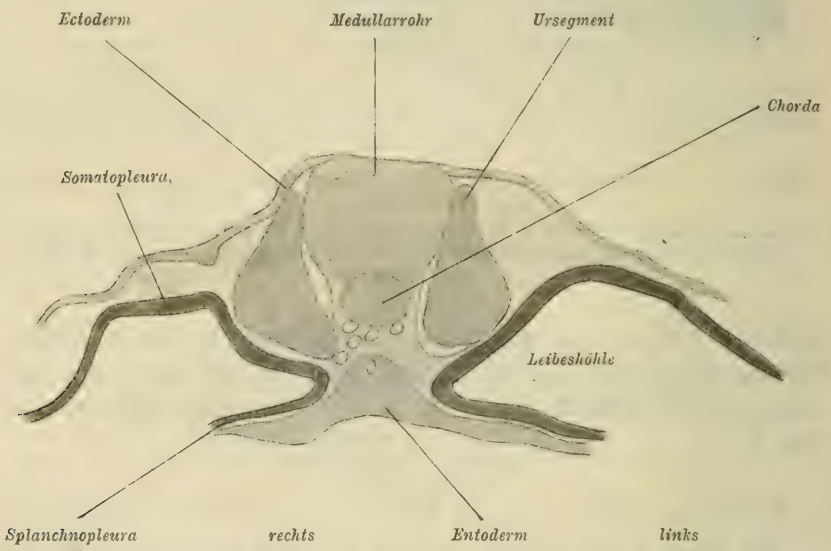
Forellenembryo vom 28. Tage nach der Befruchtung.

Bei einem Forellenembryo vom 28. Tage mit 28 Ursegmentpaaren und einer Körperlänge von 3,56 mm (aus der Serie bestimmt) ist am Kopfe eine latente Leibeshöhle nicht mehr vorhanden, caudalwärts erstreckt sie sich bis zum 28. Ursegment. Die manifeste Leibeshöhle reicht in diesem Embryo von der Mitte zwischen Augenblase und Gehörbläschen bis zum 18. Ursegment. Vergleichen wir die vordere Grenze der Leibeshöhle dieses Embryos mit der vorderen Grenze der Leibeshöhle des vorigen vom 26. Tage, so beobachten wir, daß sich dieselbe cranialwärts vorgeschoben hat, da sie ja beim Embryo vom

26. Tage nur bis zur vorderen Grenze des Gehörbläschens reichte. Da in allen Serien der manifesten Leibeshöhle zunächst ein Stadium der latenten Leibeshöhle vorausgegangen ist, so ist wohl auch bei diesem Embryo die Annahme erlaubt, daß dem neu hinzugekommenen Stück der manifesten Leibeshöhle ein latentes Stadium vorausgegangen sei, wenn wir dasselbe auch nicht direkt nachzuweisen imstande sind.

Die Lichtweite der manifesten Leibeshöhle verhält sich verschieden; im queren Durchmesser erstreckt sie sich allerdings gleichmäßig durch den ganzen Körper, im dorsoventralen dagegen zeigt sie bedeutende Verschiedenheiten; sie ist am weitesten im Bereiche des 4. und 5. Ursegments (Fig. 4) und nimmt von da an, sowohl in cranialer wie in caudaler Richtung, allmählich ab.

Fig. 4.



Forellenembryo vom 28. Tage nach der Befruchtung. Querschnitt im Bereiche des vierten Ursegments; manifeste Leibeshöhle erreicht hier das Maximum ihrer dorsoventralen Lichtweite. Vergr. 150/1.

Neben dem Auftreten der Lichtung in der Leibeshöhle interessiert uns in diesem Embryo auch das Vorwachsen des rechten und linken Cölomsackes gegen die Medianebene hin. Dieses Vorwachsen ist ein an den verschiedenen Stellen des Embryos verschiedenes und müssen wir, da diese Verschiedenheit hauptsächlich durch die

Entwicklung des Darmrohrs bestimmt wird, zunächst kurz auf diese letztere eingehen.

Die Salmoniden unterscheiden sich bekanntlich dadurch von den übrigen Meroblastiern, daß ihr Dotter nicht von Entoderm umwachsen wird.

Die Bildung des Darmes aus dem wenig ausgebreiteten Entoderm vollzieht sich in der Weise, daß vorerst in der Mittellinie des Entoderms die Darmrinne auftritt, welcher eine dorsalwärts sich erhebende Kante entspricht. Die Darmrinne vertieft sich allmählich und zwar dadurch, daß immer mehr von dem peripheren Entoderm in die Mittellinie herangezogen wird; hat sich in der Mittellinie alles Entoderm vereinigt, so schließt sich die Darmrinne zum Darmrohr ab. Damit ist alles Entoderm zur Bildung des primären Darmrohrs aufgebraucht worden. Außerhalb des Darmrohrs findet sich im Embryo kein Entoderm mehr vor.

Aus dem primären Darm entwickeln sich nach und nach die einzelnen Darmabschnitte, die durch ihre verschiedene Form voneinander unterschieden werden können. Im Interesse der nachfolgenden Beschreibung möchte ich den Darm willkürlich in vier Abschnitte einteilen: 1) in den Kiemendarm, 2) in das Darmstück, welches zwischen Kiemendarm und Leberanlage liegt, 3) in das Darmstück im Bereiche der Leberanlage und 4) in das Darmstück hinter der Leberanlage. Bei diesem Embryo ist erst der Kiemendarm deutlich abgegrenzt, die übrigen drei Abschnitte sind nicht bestimmbar, da die Leberanlage noch nicht aufgetreten ist.

Im Bereiche des Kiemendarmes stellt der Darm einen breiten, plattgedrückten Sack dar; hinter dem Kiemendarm ist das Darmrohr erst im Begriffe sich zu schließen und geht unter allmählicher Abflachung und Ausbreitung im Bereiche des letzten Ursegments in das völlig flach ausgebreitete Entoderm über.

Gegen diese Darmabschnitte wachsen jetzt von rechts und von links die beiden Cölomsäcke vor, indem sie die Kante, in welcher Somatopleura und Splanchnopleura ineinander übergehen, immer mehr medianwärts verlagern. Diese Kante bezeichne ich als innere Leibeshöhlenkante.

Das Vorwachsen der inneren Leibeshöhle im Bereiche des Kiemendarmes.

Im Bereiche des Kiemendarmes schieben sich die beiden Cölomsäcke ventral vom Darm gegen die Mittellinie vor, dadurch kommt

der Kiemendarm von Anfang an retroperitoneal zu liegen. In dieser Serie liegt das Herz ungefähr der Mitte des Kiemendarmes an.

Während cranial und caudal vom Herzen die beiden inneren Leibeshöhlenkanten sich auf Medullarrohrbreite einander nähern, treten sie im Bereiche des Herzens zunächst bis an dasselbe heran und schieben sich dann, sowohl dorsal als ventral, über dasselbe hinweg, so daß wir an dieser Stelle nicht mehr eine, sondern zwei Leibeshöhlenkanten haben. Cranial und caudal vom Herzen gehen dieselben, unter allmählicher Annäherung, in die einfache, innere Leibeshöhlenkante über. Hinter dem Kiemendarm, vom ersten Ursegment an, schieben sich die inneren Leibeshöhlenkanten nicht mehr ventral, sondern dorsal vom Entoderm gegen die Mittellinie vor. Im Bereiche des ersten bis dritten Ursegments kommen sie bis an die dorsale Pankreasanlage, also bereits nahe an die Mittellinie heran; im Bereiche des vierten und sechsten Ursegments werden sie durch die sich entwickelnde Vorniere, die noch unmittelbar dem Entoderm anliegt, am Vorwachsen gehindert, so daß die inneren Leibeshöhlenkanten im Bereiche der Vorniere ungefähr dreimal so weit voneinander entfernt liegen, wie im Bereiche der drei ersten Ursegmente. Im Bereiche des siebenten bis neunten Ursegments schieben sich die beiden Cölomsäcke wieder mehr medianwärts vor; vom neunten Ursegment an ist das Vorwachsen gegen die Mittellinie nicht mehr so gleichmäßig, so daß sie in den folgenden Ursegmenten verschieden weit von ihr abstehen. Vom 20. Ursegment an hat in dieser Serie noch kein richtiges Vorwachsen nach der Medianlinie hin begonnen.

Eine Vereinigung der beiden Cölomsäcke von rechts und links zur gemeinsamen unpaaren Leibeshöhle ist bei diesem Embryo nur auf zwei Schnitten und zwar unmittelbar hinter dem Herzen erfolgt.

Forellenembryo vom 38. Tage nach der Befruchtung.

Bei einem Forellenembryo vom 38. Tage mit 32 Rumpfsegmentpaaren und einer Körperlänge von 3,9 mm (Serienmessung) läßt sich die craniale Grenze der Leibeshöhle nicht genau bestimmen, weil bei dem Präparieren des Embryos der Kopf verletzt wurde. Caudal erstreckt sich die latente Leibeshöhle bis zum 29., die manifeste bis zum 19. Rumpfsegmente. Der caudalwärts gerichtete Wachstumsprozeß hat sich somit, im Vergleiche mit dem Embryo vom 28. Tage, wesentlich verlangsamt, erreicht seine Zunahme doch, gleichgültig ob wir latente oder manifeste Leibeshöhle vergleichen, nur eine Ursegmentbreite.

Was die Verhältnisse der Lichtungsweite in diesem Embryo anbelangt, so ist dieselbe zunächst im Querdurchmesser dem Wachstum der Seitenplatte, die ja bekanntlich allmählich den Dotter umwächst, gefolgt. Der dorsoventrale Durchmesser der Leibeshöhle ist wie bisher im Bereiche des vierten und fünften Rumpfsegments am größten, von da an nimmt er cranial- wie caudalwärts allmählich ab. In letzterer Richtung erfolgt die Abnahme derart, daß bereits in der Höhe des 14. Rumpfsegments die Leibeshöhle auf einen schmalen Spaltraum reduziert ist. Der dorsoventrale Durchmesser ist abhängig von dem Raume, welcher zwischen Eihaut und Dotter vorhanden ist und da wir uns mit diesem Raume noch eingehender zu beschäftigen haben, so möchte ich gleich an dieser Stelle etwas näher auf seine Entstehung eintreten.

Das Ei der Salmoniden wird bekanntlich von einer außerordentlich festen und resistenten Eihülle umgeben. Diese Eihülle liegt dem Ei so dicht an, daß sich zwischen ihr und dem Ei nur ein minimaler Spaltraum nachweisen läßt. Soll sich eine Embryonalanlage entwickeln, so muß sie Raum beanspruchen, dieser aber steht ihr nur zur Verfügung, wenn sie sich denselben durch Dehnung der Eihaut und der dadurch bewirkten Vergrößerung des Spaltraumes zwischen ihr und dem Ei oder anderseits durch Eingrabung in den Dotter verschafft. Die Beobachtung aber lehrt uns, daß eine Ausdehnung der Eihaut nicht eintritt, wahrscheinlich weil ihre Resistenz zu groß ist, daß dagegen aber der Embryo in den Dotter einsinkt. Dieses Einsinken ist die Folge stattgefundener Dotterresorption. Wir sehen daher den sich entwickelnden Embryo, solange er gestreckt ist, in einer Rinne der Eioberfläche liegen, welche einem Eimeridian entspricht. Die Tiefe dieser Rinne ist den einzelnen Abschnitten des Embryos entsprechend verschieden, die tiefste Stelle liegt im Bereiche der Leberanlage, infolgedessen fällt der längste dorsoventrale Durchmesser der Leibeshöhle in das Bereich derselben, also in das des vierten und fünften Rumpfsegmentes.

Vorwachsen der beiden Cölomsäcke gegen die Medianebene. Bildung der unpaaren Leibeshöhle.

An dem Beschreibungsmodus, wie wir ihn beim Embryo vom 28. Tage begründet haben, festhaltend, beginnen wir unsre Darstellung wieder mit der Beschreibung des Darmes.

Das Darmrohr ist in ganzer Ausdehnung vorhanden, jedoch die Entwicklung desselben in dieser Serie wesentlich weiter vorge-

schritten. Die vier Abschnitte, welche wir beim vorigen Embryo unterschieden haben, von denen sich aber dort nur einer, der Kiemendarm, entwickelt fand, sind jetzt alle deutlich zu unterscheiden. Der Kiemendarm erstreckt sich bis zwei Rumpfsegmentbreiten vor das erste Rumpfsegment, der zweite Abschnitt von dort an bis zum vierten Rumpfsegment, der dritte, der durch die Anlage der Leber charakterisiert ist, bis zum neunten und der vierte endlich von da an bis zum Schwanzdarm.

Die Form des ersten Darmabschnittes, des Kiemendarmes, hat sich gegenüber den vorigen Serien nicht geändert, er stellt noch immer den plattgedrückten Sack dar, welcher in der ganzen Breite der Kopfanlage von rechts nach links hinüberzieht. Die Form des zweiten Abschnittes bildet eine Halbkugel, deren Basis dorsal, deren Peripherie ventralwärts sieht. Der Übergang der Form des ersten Abschnittes in die des zweiten vollzieht sich in der Weise, daß der Querdurchmesser des Kiemendarmes von rechts nach links allmählich abnimmt und an der ventralen Seite eine Vorwölbung zeigt. Die Form des dritten Abschnittes stellt ein Rechteck dar, dessen Längsachse in der dorsoventralen Richtung steht und dabei etwas nach links abweicht. Dieser Darmabschnitt zeichnet sich noch dadurch aus, daß die ventrale schmale Kante des Rechtecks mit dem Dotter fest verwachsen erscheint. Im vierten Abschnitt stellt er ein anfänglich dem Dotter aufliegendes Queroval dar, das jedoch unter ziemlich rascher Abnahme des dorsoventralen Durchmessers und seitlicher Verbreiterung bandartig über den Dotter sich ausdehnt, dann aber, wieder an Masse zunehmend, die Gestalt eines stumpfwinkligen Dreiecks gewinnt und allmählich in die Kupffersche Blase ausläuft.

Gegen diese vier Abschnitte wachsen jetzt die Cölomsäcke vor. Im Bereiche des ersten oder Kiemendarmabschnittes treten durch die Entwicklung des Herzens und seiner zuführenden Gefäße komplizierte Verhältnisse in der Bildung der Leibeshöhle ein, die nur zu verstehen sind, wenn gleichzeitig die Entwicklung des Herzens und der in dasselbe einmündenden Venen dargestellt wird, eine Darstellung, die uns indessen zu weit von unserm Thema ablenken würde und für sein Verständnis ohne weitere Bedeutung ist.

Im zweiten Abschnitt schieben sich die beiden Cölomsäcke zwischen Darm und Dotter, entlang der halbkugeligen Peripherie des Darmes, gegen die Mittellinie vor und verschmelzen hier miteinander, so daß wir in diesem Bereiche die Bildung der unpaaren Leibeshöhle voll-

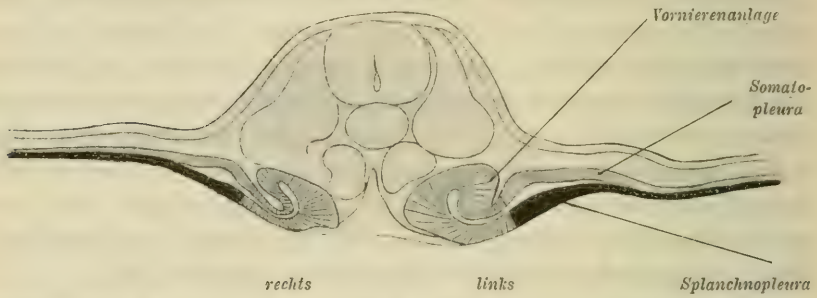
zogen sehen und der Darm in dieselbe vorspringend erscheint. Die Leibeshöhle liegt ventral vom Darm.

Im Bereiche des dritten Abschnittes ist eine Vereinigung der beiden Leibeshöhlensäcke von rechts und links durch die Verwachsung des Darmes mit dem Dotter ausgeschlossen. Die Leibeshöhlensäcke wachsen bis an den Darm heran und da der Darm hier die Form eines Rechtecks besitzt, so können wir nicht mehr von einer inneren Leibeshöhlenkante sprechen, sondern müssen zwei unterscheiden, eine dorsale, in welcher der Cölomzellenüberzug des Darmes in den Cölomzellenüberzug der Leibeswand, und eine ventrale, in welcher der Cölomzellenüberzug des Darmes in den Cölomzellenüberzug des Dotters übergeht (Fig. 6). Der Umstand, daß die Bestimmung des Anteils, welchen Somatopleura und Splanchnopleura an dem Aufbau des Cölomzellenüberzugs nehmen, nicht so einfach ist, wie eine oberflächliche Beobachtung glauben machen könnte, mag die Wahl dieser etwas breit gewordenen Bezeichnung entschuldigen.

Beim Embryo vom 28. Tage entsprach die innere Leibeshöhlenkante auch der Grenze zwischen Somatopleura und Splanchnopleura. Bei diesem Embryo liegen die Verhältnisse anders. Wir besitzen nämlich in der Vorniere und zwar nur in ihrem Bereiche ein Mittel, den inneren Leibeshöhlenwinkel einwandfrei festzustellen. Die Vornierenfalte, welche aus der Vereinigung der fünf Vornierenkanälchen entsteht, liegt in der direkten Fortsetzung der Seitenplatte und ihre Einmündungsstelle entspricht dem inneren Leibeshöhlenwinkel derselben. Solange nun die Vornierenfalte mit der Seitenplatte in offener Kommunikation steht, oder wenigstens während des Abschnürungsprozesses noch mit ihr verwachsen ist, ist uns die Möglichkeit gegeben, den inneren Leibeshöhlenwinkel zu bestimmen. Zur Klarlegung füge ich in der beigegebenen Fig. 5 *a*, *b*, *c* die Zeichnung der Leibeshöhle in der Vornierengegend vom 32., 33. und 44. Tage an; die Somatopleura ist darin in einem grauen Ton, die Splanchnopleura schwarz gezeichnet. Diese drei Figuren dürften wohl ohne weiteres dartun, welche Verschiebung der ursprüngliche innere Leibeshöhlenwinkel im Laufe der Entwicklung in dieser Gegend erfährt. Wir sehen aus der Figur vom 44. Tage, daß ein Teil des Cölomzellenüberzugs der dorsalen Leibeswand, der Cölomzellenüberzug an der Seite des Darmes und auch derjenige des Dotters von der Splanchnopleura geliefert werden. Aus der Darstellung geht somit hervor, daß der innere Leibeshöhlenwinkel eine gewaltige Verschiebung erfährt und daß keiner der beiden Leibeshöhlenwinkel des

Embryos vom 38. Tage in der Höhe der Leberanlage dem inneren Leibeshöhlenwinkel desjenigen vom 26. Tage in dieser Gegend entspricht. Was sich also medianwärts in dieser Gegend vorschiebt, ist nicht Somatopleura, sondern Splanchnopleura und die Cölomzellen zwischen der Mündung der Vornierenfalte in Fig. 5 *c* und der sich

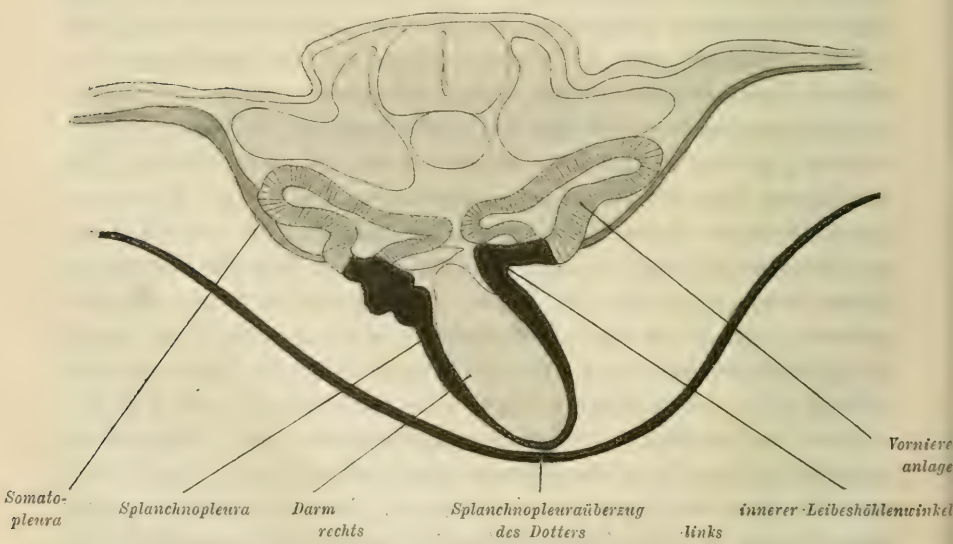
Fig. 5 *a*.



Drei Querschnitte von Forellenembryonen verschiedenen Alters, jeweils in der Höhe der Vornierenanlage, zur Demonstration der Verschiebung der Splanchnopleura in toto; die Somatopleura ist grau, die Splanchnopleura schwarz, die Vornierenanlage schraffiert eingetragen. Vergr. jeweils 150/1.

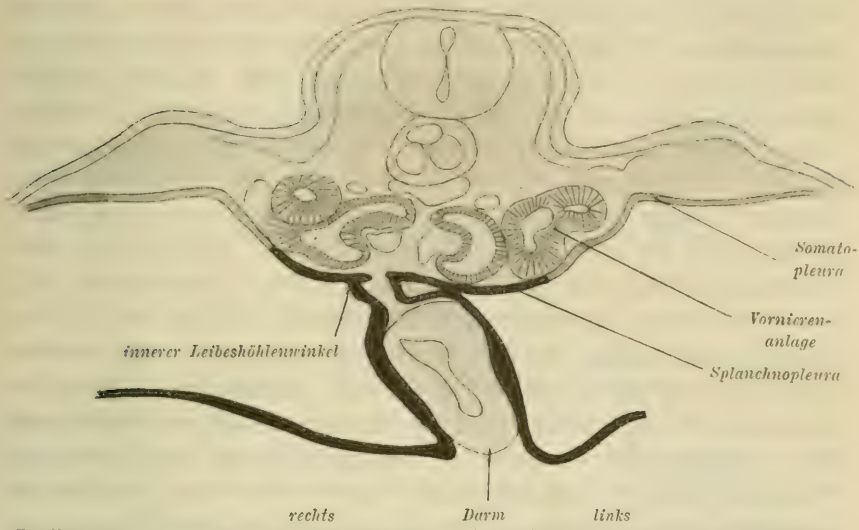
Forellenembryo vom 32. Tage nach der Befruchtung. Querschnitt; die Vornierenanlage markiert deutlich den inneren Leibeshöhlenwinkel, Splanchnopleura und Somatopleura erstrecken sich gleichweit gegen die Mittellinie.

Fig. 5 *b*.



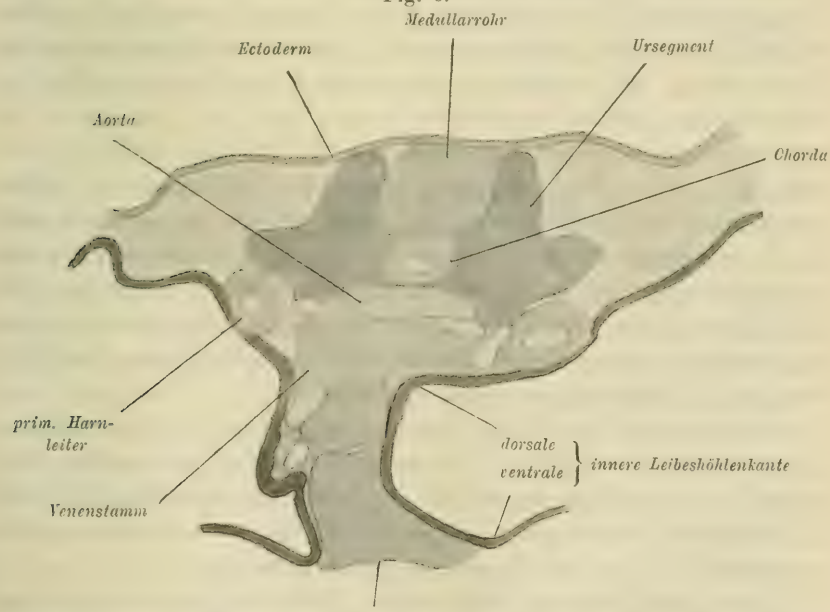
Forellenembryo vom 37. Tage nach der Befruchtung. Die Splanchnopleura überzieht den Dotter, den Darm und die dorsale Leibeswand zwischen Radix mesenterii und Vornierenfaltenöffnung.

Fig. 5 *c*.



Forellenembryo vom 44. Tage nach der Befruchtung. Die Vornierenanlage ist durch Schematisierung scheinbar vollständig von der Seitenplatte abgelöst, steht aber in Wirklichkeit an der Stelle, wo die schwarze Splanchnopleura mit der grauen Somatopleura zusammentrifft, in untrennbarer Verbindung mit ihr. Die Splanchnopleura hat sich abermals verschoben, ihr Anteil an der dorsalen Leibeswand ist gewachsen.

Fig. 6.



Forellenembryo vom 38. Tage nach der Befruchtung. Querschnitt im Bereiche des fünften Rumpfsegments, zur Darstellung der inneren Leibeshöhlenkanten resp. des Überganges des Cölomzellenüberzuges in denjenigen der Leibeswand (dorsal) und in denjenigen des Dotters (ventral). Vergr. 150/1.

ausbildenden Radix mesenterii sind nicht Abkömmlinge der Somatopleura, wie man bei flüchtiger Durchsicht annehmen könnte, sondern Abkömmlinge der Splanchnopleura. Ob eine gleiche Verschiebung auch hinter der Vornierengegend eintritt, können wir nicht mit Bestimmtheit behaupten, da uns die Grenzmarke, nämlich die Mündung der Vornierenfalte, fehlt; immerhin sprechen Bilder aus meinen Serien, zwischen dem 28. und 38. Tage, für die Möglichkeit einer solchen Verschiebung. Diese eigenartige Verschiebung der Splanchnopleura steht übrigens nicht vereinzelt da und verweise ich diesbezüglich auf ähnliche Beobachtungen von Felix bei Ganoiden (04), von Wheeler bei Petromyzonten (99) und von Brauer bei Gymnophionen (02), welche sämtlich in der Vornierengegend eine medianwärts vorwachsende Splanchnopleurafalte beschreiben. Diese Verschiebung der Splanchnopleura ist aber gerade für die Frage nach dem Wandern der Genitalzellen von ganz besonderer Bedeutung. Wir werden in den nachfolgenden Kapiteln eine Reihe von Autoren angeführt finden, welche an verschiedenen Wirbeltierembryonen ein Wandern der Genitalzellen nachweisen zu können glauben. Unserm Material aber entnehmen wir, daß neben einer vielleicht vorhandenen Wanderung der einzelnen Splanchnopleurazelle eine Wanderung der Splanchnopleura in toto eintritt. Die Autoren, welche ein solches Wandern der Genitalzellen annehmen, stützen ihre Hypothese auf die Beobachtung, daß dieselben in dem wachsenden Embryo zunächst an verschiedenen Stellen angetroffen werden und erst von einem bestimmten Alter an die Lage einnehmen, die sie dann zeitlebens beibehalten. Meine Beobachtungen lassen die Möglichkeit zu, diese verschiedenen Lagerungen auf eine andre Weise zu erklären und, ohne den angedeuteten Wanderungsmodus der betreffenden Autoren irgendwie angreifen zu wollen, muß ich doch daran festhalten, daß eine ganze Reihe von Genitalzellen, welche in der Splanchnopleura angetroffen werden, durch Verschiebung derselben passiv nach der dorsalen Leibeswand transportiert werden.

Im Bereiche des vierten Abschnittes wachsen die Leibeshöhlensäcke gleichfalls gegen die Medianebene vor und zwar an der dorsalen Seite des Darmes, so daß sie rechts und links dem auf dem Querschnitte dreieckigen Darm anliegen; dieses Vorwachsen erfolgt gleichmäßig bis in die Gegend des Schwanzdarmes.

Aus dem Verhalten der beiden Cölomsäcke im Bereiche des vierten Darmabschnittes geht hervor, daß die mediane Verschiebung gleichmäßig, der ganzen Länge des Darmes entsprechend, erfolgt und

sich nicht etwa an die Ausdehnung der latenten oder manifesten Leibeshöhle bindet. Es wäre deshalb wohl zutreffender, in diesem vierten Abschnitte statt von einem Vorwachsen der Cölomsäcke von einem Vorwachsen der Seitenplatten zu sprechen, da ja eigentlich hinter dem 19. Rumpfsegment bis zum Schwanzdarm ein Hohlraum nicht vorhanden ist.

Einfluß der Abschnürung des Embryos auf die Bildung der Leibeshöhle.

Mesenterialfalten.

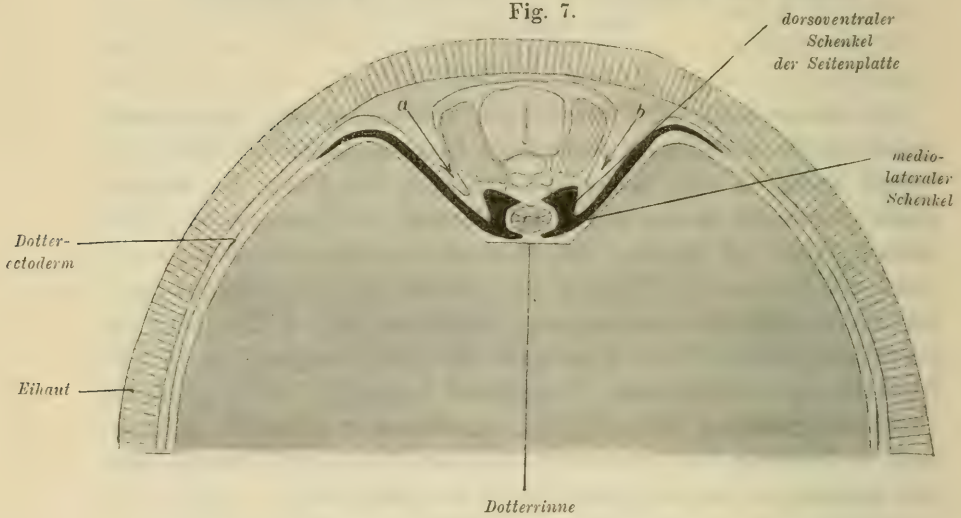
In dieser Serie wird die Bildung der Leibeshöhle durch zwei gleichzeitig nebeneinander verlaufende Prozesse beeinflußt. Der eine Prozeß besteht in einer passiven Verlagerung von Teilen der Seitenplatte, der andre in einem aktiven Wachsen der Seitenplatte. Der letztere führt zur Bildung der Mesenterialfalten. Beide Prozesse treten auf, bevor die Bildung der Leibeshöhle vollendet ist und werden deshalb die verschiedenen Abschnitte der Leibeshöhle in ganz verschiedener Weise beeinflussen und dadurch komplizierte, die Beschreibung erschwerende Verhältnisse erzeugen. Obschon beide Prozesse gleichzeitig auftreten und nebeneinander verlaufen, liegt es doch im Interesse der Darstellung, dieselben gesondert zu besprechen und beginne ich mit der Abschnürung des Embryos.

Abschnürung des Embryos.

Die Abschnürung des Embryos erfolgt sowohl am Kopfe wie am Schwanze. Wie schon die Form des ausgeschlüpften Fischchens zeigt, ist der Abschnürungsprozeß am Schwanze ein viel weitergehender, als der am Kopfe. Ich beschränke mich auch hier wieder auf die Darstellung des Abschnürungsprozesses am Schwanze. Dieser Abschnürungsprozeß, der schon von Felix (97) S. 270 beschrieben wurde, hat seine Besonderheiten. Er besteht darin, daß in gleicher Linie mit der lateralen Hälfte des Ursegmentes Ectodermzapfen in die Tiefe wachsen. Diese Zapfen sind regelmäßig zwei Zellen dick und wenn später zwischen den beiden Zelllagen ein Hohlraum auftritt, der mit der Außenwelt kommuniziert, so wandeln sich diese Zapfen in Falten um und dementsprechend gebrauche ich im folgenden immer den Ausdruck »ectodermale Abschnürungsfalten«. Form und Ort dieser Abschnürungsfalten werden durch die Form der Embryonalrinne des Dotters bestimmt, in welcher der Dotter

gelagert ist. In Fig. 7 gebe ich einen schematisierten Querschnitt durch das gesamte Ei inkl. Eihaut, um die Form der embryonalen Dotterrinne verständlich zu machen. Die Schematisierung der Figur dient zur Erleichterung der Beschreibung, immerhin aber liegt ihr eine Zeichnung nach einem Präparate zugrunde. In dieser Figur ist das Ectoderm durch eine einfache Linie, die Segmente schraffiert, die Seitenplatten schwarz und der Dotter hellgrau eingetragen. Die

Fig. 7.



Schema eines Querschnittes durch ein Ei mit Eihaut zur Veranschaulichung der Dotterrinne, nach einem Präparate gezeichnet. Eihaut schraffiert, Ectoderm einfache Linie, Seitenplatte schwarz. Die Eihaut liegt der Peripherie des Eies dicht an, die Embryonalanlage, welche die Eihaut nicht erweitern kann, gräbt sich in eine Rinne des Dotters ein, welche im Querschnitt trapezförmig erscheint. In der Mitte der Embryonalanlage folgen sich in dorsoventraler Richtung: Medullarrohr, Chorda, Aorta, Venenstrang und Darm. Die Seitenplatte wird in die Rinne eingepreßt und dadurch in zwei Teile getrennt, einen dorsoventralen, parallel zum Darm, und einen mediolateralen, dem Dotter aufliegenden; das Ectoderm senkt sich lateral vom Ursegment in Gestalt zweier Falten gegen den Winkel der Seitenplatte ein; beide Falten bewirken durch ihr Vorwachsen allmählich eine Zweiteilung der Seitenplatte in einen dorsoventralen und einen mediolateralen Teil, später erfolgt die Abschnürung des Embryos.

embryonale Dotterrinne erscheint auf diesem Querschnitte trapezförmig, die größere Seite eihaut-, die schmalere dotterwärts. In diese Rinne hinein entwickelt sich der Embryo so, daß, entsprechend der schmaleren Seite der Darm und dorsal von ihm ungefähr mit gleicher Breitenausdehnung das Medullarrohr und zwischen diesem und dem ersteren die übrigen unpaaren Organe der Mittellinie: Chorda, Aorta und Venenstrang liegen. Durch diese Organe der Mittellinie wird der trapezförmige Raum in drei Abschnitte zerlegt,

in einen mittleren rechteckigen und je einen rechten und linken dreieckigen (Fig. 7). Gegen die Spitze der Dreiecke wachsen jetzt vom Rande der Rinne her bei *a* und *b* die ectodermalen Abschnürungsfalten vor, um ventral vom Darm zusammenzutreffen und sich zu vereinigen; das Ectoderm wird dadurch in ein Ectoderm des Embryos und ein Ectoderm des Dottersackes getrennt. Bei diesem Vordringen treffen aber die vorwachsenden Ectodermfalten auf die Seitenplatte, welche vom Rande der Rinne bis zur dorsalen Seite des Darmes sich erstrecken. Unter diesen Umständen werden selbstverständlich die vorwachsenden Ectodermfalten die Mesodermfalten gegen den spitzen Winkel der beiden seitlichen Dreiecke vor sich hertreiben. Dies aber führt zunächst zu einer Knickung der Seitenplatte und wir können an derselben von jetzt an zwei Schenkel unterscheiden, einen dorsoventralen, dem Darm zu gelegenen und einen mediolateralen, entlang der Oberfläche des Dotters, der sich bis zum Rinnenrande und über diesen hinaus erstreckt (Fig. 7). Dringen die Ectodermfalten noch weiter vor, so werden schließlich an der Knickungsstelle die beiden Teile voneinander getrennt, der dorsoventrale Teil wird zur intraembryonalen, der mediolaterale zur extraembryonalen Leibeshöhle. Diese beiden Bezeichnungen wende ich nur an dieser Stelle an, um eine Vergleichung mit den Verhältnissen an andern Wirbeltieren zu ermöglichen; in Wirklichkeit existiert eine außerembryonale Leibeshöhle bei Forelle und Lachs nicht, da später der Dottersack vollständig in den Leib des jungen Fischchens aufgenommen wird. Man kann deshalb wohl eher von einer abgeschnürten Leibeshöhle des Embryos und von einer Dottersackleibeshöhle sprechen. Beide aber sind homolog der intraembryonalen und extraembryonalen Leibeshöhle andrer Wirbeltiere.

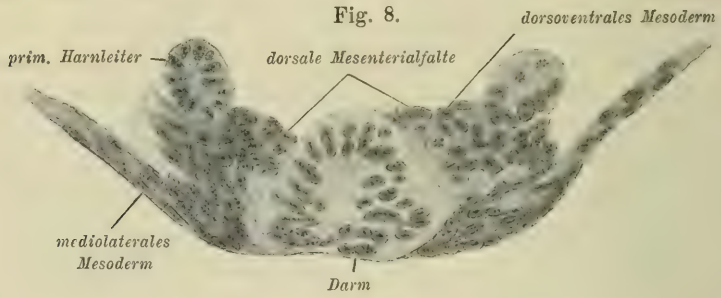
Der Abschnürungsprozeß am Schwanze erfolgt in caudo-cranialer Richtung und hat bei unserm Embryo vom 38. Tage bereits die Höhe des 14. Rumpfsegments erreicht. Da in diesem Gebiete die Entwicklung der Leibeshöhle verschieden weit vorgeschritten ist, so haben wir auch in dem Abschnürungsprozeß mancherlei Verschiedenheiten zu verzeichnen und wir unterscheiden daher 1) zwischen dem Abschnürungsprozeß im Bereiche der soliden Seitenplatte ohne Leibeshöhle vom 33. bis 29. Rumpfsegment, 2) im Bereiche der latenten Leibeshöhle vom 29. bis 19. Rumpfsegment, 3) im Bereiche der spaltenförmigen Leibeshöhle vom 19. bis 14. Rumpfsegment und 4) den Abschnürungsprozeß im Bereiche der in dorsoventraler Rich-

tung weit ausgedehnten Leibeshöhle, cranialwärts vom 14. Rumpfsegment.

Da der Abschnürungsprozeß allmählich fortschreitend in caudocranialer Richtung verläuft, so werden wir in den vorderen Partien die einzelnen Abschnitte des Prozesses mehr im Beginne, in den hinteren Abschnitten dagegen weiter vorgeschritten antreffen.

Im Bereiche der soliden Seitenplatte ist die Abschnürung bis zur scharfen Ausbildung einer Einknickung der Seitenplatte vorgeschritten; zu einer Teilung der Seitenplatte in abgeschnürte Seitenplatte des Embryos und Seitenplatte des Dottersackes ist es noch nicht gekommen, weil der Abschnürungsprozeß des Embryos das hintere Ende der Seitenplatte noch nicht erreicht hat. Die Zellen

Fig. 8.



Forellenembryo vom 38. Tage nach der Befruchtung. Querschnitt, entsprechend dem 22. Rumpfsegment, dient zur Veranschaulichung der Druckwirkung der vorwachsenden ectodermalen Abschnürungsfalten auf den dorsoventralen Abschnitt des Mesoderms; Unterschied von Somatopleura und Splanchnopleura verschwindet, die Zellen werden durch die Pressung spindelförmig, was besonders in dem Winkel zwischen dorsoventralem und mediolateralem Abschnitt zum Ausdruck gelangt. Vergr. 260/1.

der beiden Teile der Seitenplatte sind durch den außerordentlichen Druck, welchen die Abschnürung ausübt, stark zusammengedrückt und zwar ist die Abflachung im mediolateralen Teil, der gegen den resistenten Dotter angepreßt wird, viel stärker ausgesprochen, als in dorsoventraler, der gegen den weichen Darm und die Stammvene gedrückt wird. Im mediolateralen Teil kann die Abflachung der beiden Blätter derart werden, daß die Zellen dieser Blätter, Somatopleura und Splanchnopleura, alternierend zu liegen kommen, so daß der ganze mediolaterale Teil einschichtig erscheint und eine Differenzierung von Somatopleura und Splanchnopleura nur an wenigen Stellen noch ausführbar ist.

Im Bereiche der latenten Leibeshöhle kann der Einfluß des Druckes sich ebenfalls in einer Weise geltend machen, daß im dorsoventralen Teil der Unterschied zwischen Somatopleura und Splanchno-

pleura verschwindet, die Zellen desselben werden spindelförmig und liegen wie die glatten Muskelzellen einer Muskelhaut aufeinander getürmt (Fig. 8). Im Bereiche des mediolateralen Teiles sind die Verhältnisse ähnlich wie im Bereiche der nicht vorhandenen Leibeshöhle.

Im Bereiche der spaltenförmigen Leibeshöhle, vom 19. bis 14. Rumpfsegment, wo die letzten Wirkungsäußerungen einer Abschnürung sich geltend machen, wird durch den Druck die Spalte aufgehoben und auf diese Weise eine latente Leibeshöhle erzeugt.

Die Mesenterialfalten.

Die medianwärts gerichtete Vorwärtsbewegung der Seitenplatte, die wir im Bereiche des 12. Rumpfsegments bis zum Schwanzdarm bis jetzt nur kurz berührt haben, wird jetzt durch die Abknickung der Seitenplatte stark beeinflußt. Wir hatten den dorsoventralen Teil der abgeknickten Seitenplatte als dem Darm anliegend beschrieben und können wir an demselben ein dorsales und ein ventrales Ende unterscheiden, an letzterem hängt der ventrolaterale Teil mit dem

Fig. 9.

Forellenembryo vom 38. Tage nach der Befruchtung. Querschnitt aus dem 25. Rumpfsegment zeigt, wie jetzt neben den dorsalen auch die ventralen Mesenterialfalten auftreten; Druckerscheinungen selbstverständlich gleich wie in Fig. 8.

mediolateralen zusammen. Von diesen beiden Enden gehen jetzt solide Wucherungen aus, von den dorsalen eine dorsale (dorsale Mesenterialfalte) zwischen Darm und Venenstrang vorwachsende und von dem ventralen eine ventrale (ventrale Mesenterialfalte), die zwischen Darm und Dotter vordringt. Beide Wucherungen stehen ungefähr rechtwinklig zu dem dorsoventralen Teil der Seitenplatte. Haben sich dieselben ausgebildet, so zeigt die Seitenplatte (Fig. 9) folgende Verhältnisse: Der mediolaterale Teil, welcher dem Dotter

aufliegt, ist, ventral vom Darm, von rechts und links bis zur gegenseitigen Berührung vorgeschoben, der dorsoventrale Teil zeigt entsprechend dem dorsalen Umfange des Darmes eine Abknickung, welche seinem ehemaligen dorsalen Ende entspricht (Fig. 9). Aus dem dorsoventralen Teil und den beiden Mesenterialfalten geht die definitive Leibeshöhle dieses Embryoabschnittes hervor, in dem sowohl in dem dorsoventralen Teil, wie in den beiden Mesenterialfalten Lichtungen auftreten, weshalb auch der Ausdruck »Mesenterialfalte« gerechtfertigt sein mag. Ich bezeichne deshalb schon von Anfang an die zunächst soliden Wucherungen als dorsale und ventrale Mesenterialfalten.

Was die Beteiligung der beiden Blätter der Seitenplatte an dem Aufbau der Mesenterialfalten betrifft, so ist in bezug auf die dorsale eine solche von beiden Blättern aus möglich, immerhin aber spricht die zunächst auftretende solide Wucherung für eine alleinige Beteiligung der Splanchnopleura. Bei der Bildung der ventralen Mesenterialfalte kann aber selbstverständlich nur die Splanchnopleura in Frage kommen und da ein Teil der Mesenterialfalten sich an dem Aufbau der ventralen Leibeswand beteiligt, so dürfte der Nachweis geliefert sein, daß sich die Splanchnopleura auch an der Herstellung der parietalen Leibeswand beteiligt. Die in der Mittellinie gelegenen Partien der dorsalen und ventralen parietalen Leibeswand enthalten Splanchnopleuraelemente.

Es erübrigt noch die Ausdehnung der beiden Faltenbildungen in diesem Embryo anzuführen. Die dorsale Mesenterialfalte erstreckt sich vom 20. Rumpfsegment an bis zur Kloake, die ventrale vom 23. bis zum 28. Rumpfsegment. Wo von rechts und links dorsale und ventrale Mesenterialfalten in der Mittellinie zusammenstoßen, bilden sich das dorsale und ventrale Mesenterialgekröse dieses Darmabschnittes aus.

Noch mache ich auf die histologischen Unterschiede aufmerksam, welche sich in den beiden Mesenterialfalten erkennen lassen. Die dorsale Falte, welche, indem sie zwischen Darm und Stammvene vordringt, nur auf geringen Widerstand stößt, zeigt eine lockere Anordnung ihrer Zellen, die ventrale aber, welche in ihrem Vorwachsen zwischen Darm und Dotter großen Widerständen begegnet, zeigt ihre Zellen ineinander gepreßt (Fig. 9).

Forellenembryo vom 43. Tage und Lachsembryo vom 40. Tage nach der Befruchtung.

Der erstere zeigt eine Körperlänge von 4,27 mm (Serienbestimmung) und 34 Rumpfsegmentpaare, letzterer eine Körperlänge von 6 mm (Serienbestimmung) und 41 Rumpfsegmentpaare.

Bei dem Forellenembryo vom 43. Tage ist die Entwicklung der Leibeshöhle in ihren Grundzügen vollendet, beim Lachsembryo wird dieser Zustand bereits schon mit dem vierzigsten Tage erreicht.

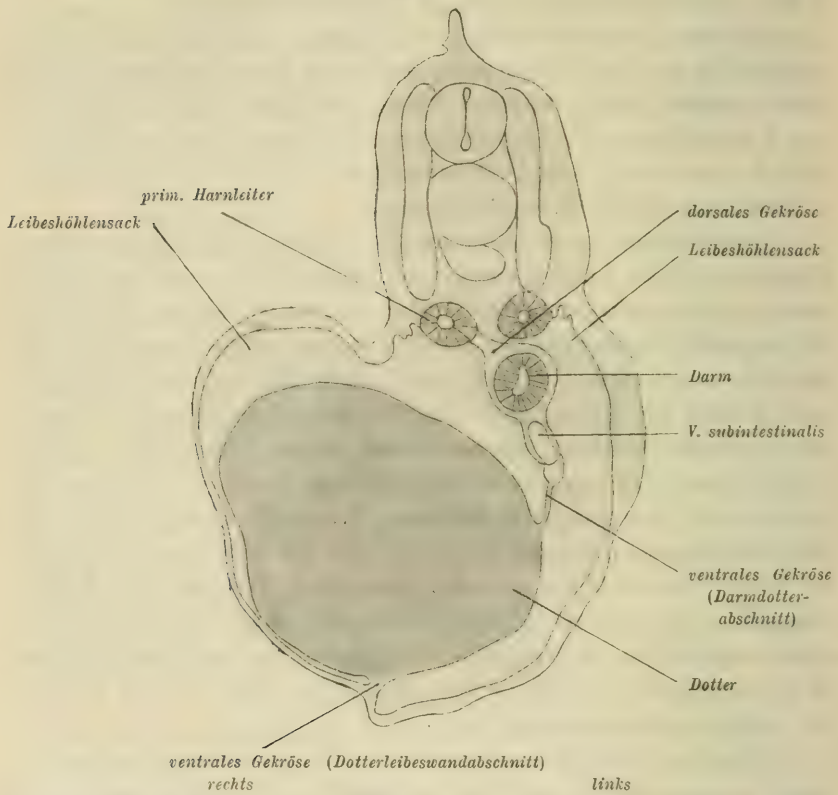
Ich schildere im Nachfolgenden die Verhältnisse hauptsächlich beim Lachsembryo, weil hier beim Anfertigen der Serie der Embryo mitsamt dem Dotter geschnitten wurde.

Was zunächst die Ausdehnung der Leibeshöhle in cranio-caudaler Richtung betrifft, so ist zu bemerken, daß sich die manifeste Leibeshöhle in ihrem abgeschnürten Teile weniger weit ausdehnt, als in ihrem nicht abgeschnürten; denn während in letzterem von einer latenten Leibeshöhle überhaupt nicht mehr die Rede sein kann, da hier überall die Leibeshöhle eine weite Lichtung darstellt, haben wir im abgeschnürten Teil noch eine latente Leibeshöhle, welche sich bis zum After erstreckt und eine manifeste, welche beim Forellenembryo kontinuierlich bis zum 21., diskontinuierlich bis zum 28. Rumpfsegment reicht. Ein Vergleich der gleichen Verhältnisse bei dem Forellenembryo vom 38. Tag zeigt, daß bei dem Embryo vom 43. Tag auch im abgeschnürten Teil desselben ein ziemlich weit caudalwärts vorgeschrittenes Wachstum der manifesten Leibeshöhle eingetreten ist, indem die letztere bei dem ersteren sich nur bis zum 19. Rumpfsegment erstreckt.

Was die Ausdehnung der Leibeshöhle im Querdurchmesser angeht, so ermöglicht uns die Lachsserie, die Umwachsung des Dotters durch die Leibeshöhle zu bestimmen. Dieses Wachstum hat beim Lachsembryo insofern ein bestimmtes Ende erreicht, als die beiden Leibeshöhlensäcke sich ventral vom Darm bis zur Berührung genähert haben, ohne jedoch schon zusammengeflossen zu sein. Durch diese Umwachsung des Dotters ist ein ventrales Gekröse gebildet, das von der ventralen Seite des Darmes bis zur ventralen Bauchwand reicht, in diesem Gekröse liegt der Dotter. Zur Erklärung dieser Verhältnisse gebe ich in Fig. 10 den Querschnitt des Lachsembryos in der Höhe des 13. Rumpfsegmentes. Die Figur ist schematisiert, aber genau mit dem Zeichenapparat hergestellt. Man sieht die beiden Leibeshöhlensäcke, noch in ganzer Ausdehnung

voneinander getrennt. Das Septum zwischen beiden zerfällt in folgende Abschnitte — ich zähle die Gebilde in dorsoventraler Richtung auf — 1) den dorsalen Gekröseabschnitt, der in diesem Embryo an dieser Stelle noch nicht mit voller Deutlichkeit entwickelt ist,

Fig. 10.



Lachsembryo vom 40. Tage nach der Befruchtung. Querschnitt durch Embryo und Dotter im Bereiche des 20. Rumpfsegments; Bildung eines ventralen Darmdottergekröses und eines ventralen Dotterleibeswandgekröses. Vergr. 100/1.

2) den Darmabschnitt, 3) den Abschnitt im Bereiche der V. subintestinalis, 4) den Darmdotterabschnitt des ventralen Gekröses, 5) den Dotterabschnitt des ventralen Gekröses, und 6) den Dotterleibeswandabschnitt des ventralen Gekröses.

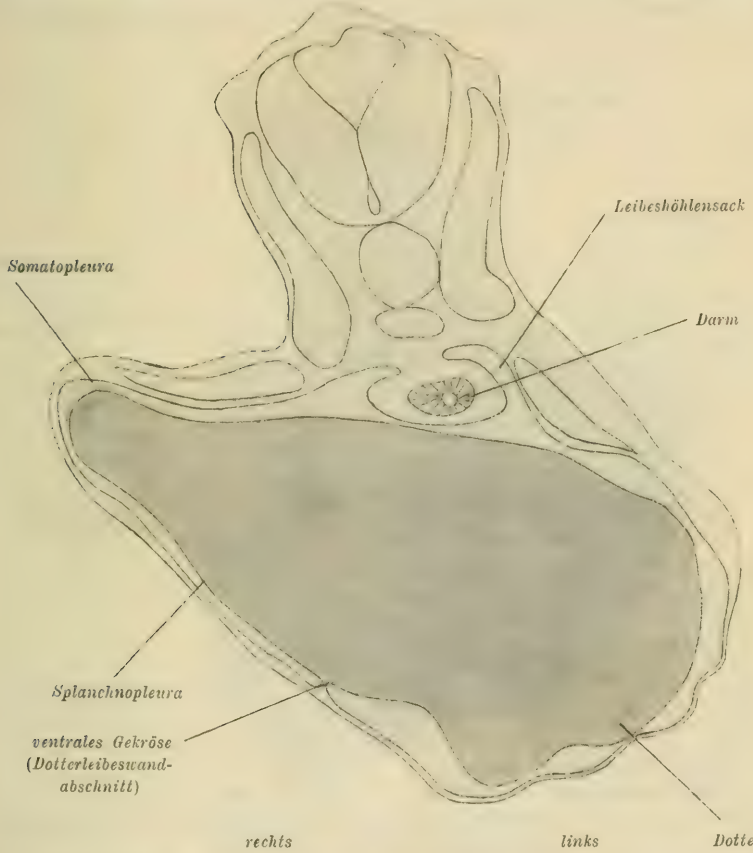
Vorwachsen der beiden Cölomsäcke. Bildung der unpaaren Leibeshöhle.

Über den Darm und seine einzelnen Abschnitte ist nichts Neues auszusagen, wir unterscheiden nach wie vor die gleichen vier Ab-

schnitte, wie wir es beim Embryo vom 38. Tage getan haben, 1) Kiemendarm, 2) Darmabschnitt zwischen Kiemendarm und Leberanlage, 3) Darm im Bereiche der Leberentwicklung, 4) Darm hinter der Leberentwicklung.

Wir hatten beim Embryo vom 38. Tage festgestellt, daß ent-

Fig. 11.

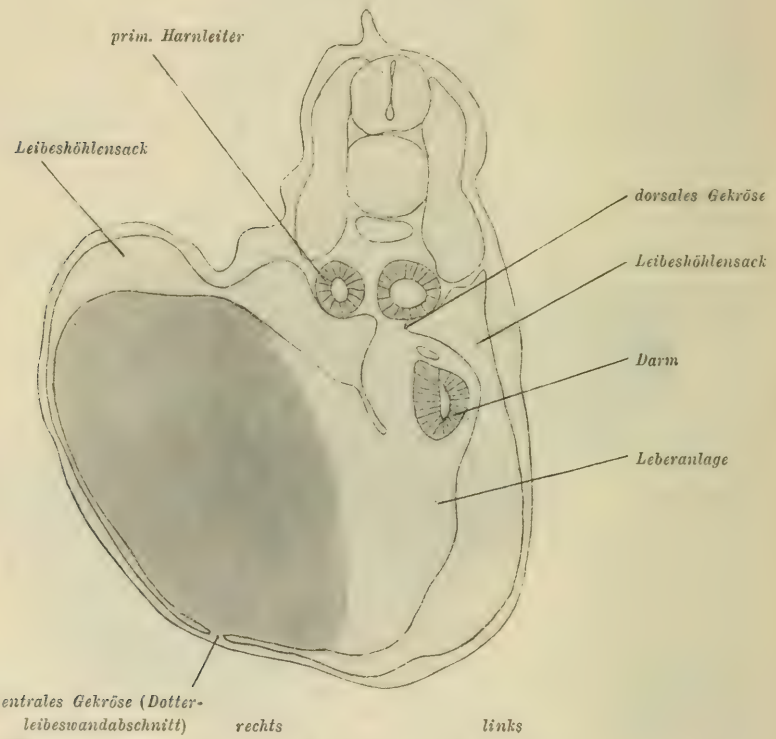


Lachsembryo vom 40. Tage nach der Befruchtung. Querschnitt im Bereiche des ersten Rumpfsegments; der Darmdotterabschnitt des ventralen Gekröses ist hier, weil die Cölomsäcke von beiden Seiten zusammenfließen, nicht vorhanden, dagegen ein ventrales Gekröse zwischen Dotter und Leibeswand. Vergr. 100/1.

sprechend dem zweiten Darmabschnitte die beiden Cölomsäcke zwischen Darm und Dotter zur Bildung der unpaaren Leibeshöhle zusammenfließen und ich kann jetzt noch einmal wiederholen, was bereits oben bemerkt wurde, daß ventral vom Dottersack, zwischen ihm und

der ventralen Leibeswand, die beiden Cölomsäcke wohl einander berühren, aber nicht zusammenfließen. Wir hätten also in diesem Abschnitte des Embryo noch einen Teil des ventralen Gekröses erhalten, welcher dem Dotterleibeswandabschnitt der Fig. 10 entsprechen würde. Der Darmdotterabschnitt verschwindet in diesem Abschnitt spurlos. Zur Erklärung des Gesagten gebe ich in Fig. 11 einen Querschnitt des Darmes in der Höhe des ersten Rumpfsegments.

Fig. 12.

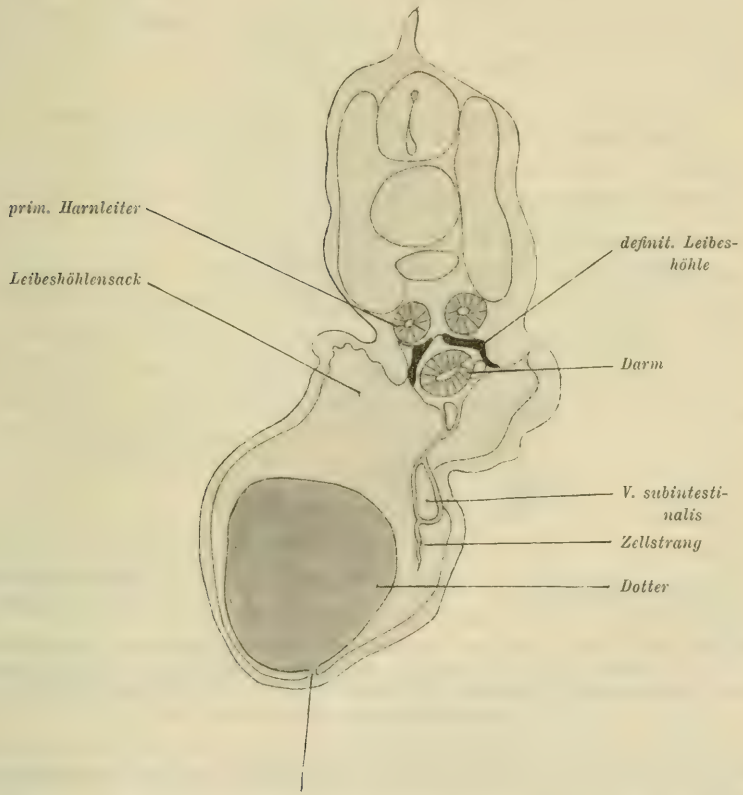


Lachsembryo vom 40. Tage. Querschnitt im Bereiche des neunten Rumpfsegments; Leberanlage innerhalb des Darmdottergekröses. Vergr. 100/1.

Im Bereiche des dritten Darmabschnittes, der sich beim Lachsembryo vom 4. bis 11. Rumpfsegment erstreckt, hat sich, im Vergleiche mit der vorigen Serie nichts geändert, wovon man sich leicht durch einen Blick auf Fig. 12, die einen Querschnitt durch das neunte Rumpfsegment darstellt, überzeugen kann. Innerhalb des Darmdottergekröses liegt die Leberanlage und verhindert durch ihre Verbindung mit dem Dotter seine eigentliche Ausbildung.

Im Bereiche des vierten Abschnittes vereinigen sich die beiden Cölomsäcke wieder zwischen Darm und Dotter zur Bildung der unpaaren Leibeshöhle, und zwar geht diese Vereinigung in caudo-cranialer Richtung nicht allmählich vor sich, sondern setzt gleichzeitig an verschiedenen Stellen ein, so daß Stellen, wo die Vereinigung bereits vollzogen ist, mit Stellen noch nicht völliger Vereinigung abwechseln. Beim Lachsembryo ist die Vereinigung von der hinteren Hälfte des 11. Rumpfsegments bis zum After vollzogen, mit Ausnahme des

Fig. 13.

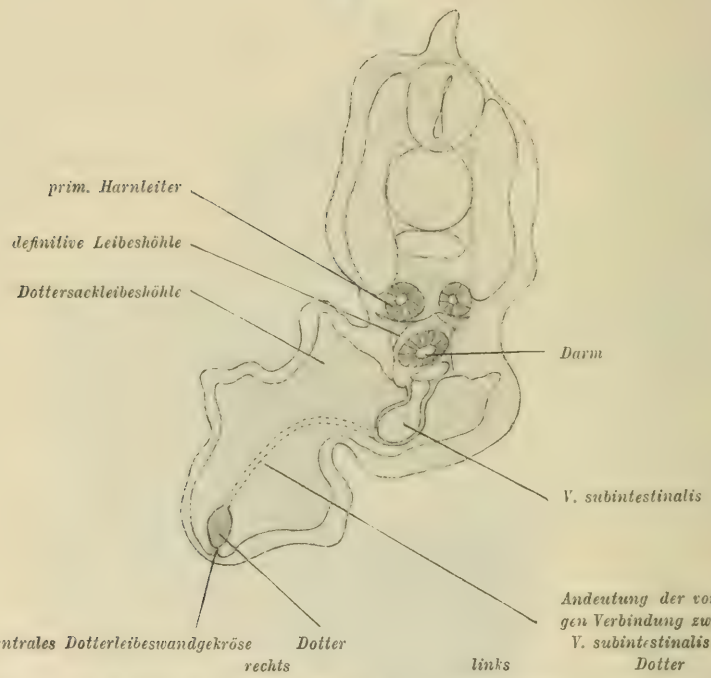


Lachsembryo vom 40. Tage. Querschnitt im Bereiche des 15. Rumpfsegments; das ventrale Darmdottergekröse ist vom Dotter losgelöst und bildet einen die V. subintestinalis zwischen seine Wandungen aufnehmenden Zellstrang. Vergr. 100/1.

13. Rumpfsegments, in welchem der Darmdotterabschnitt des ventralen Gekröses noch enthalten ist, wie wir aus Fig. 10 ersehen können. Auch hier muß hervorgehoben werden, daß überall da,

wo in den Segmenten noch Dotter vorhanden ist, der Dotterleibeswandabschnitt des ventralen Gekröses erhalten bleibt. Wo aber auch die Vereinigung zur unpaaren Leibeshöhle erfolgt, wird immer der Darmdotterabschnitt des ventralen Gekröses dicht am Dotter abgetrennt und hängt dann, wie ein freihängender Faden, in die Leibeshöhle hinein. Ich gebe in Fig. 13 einen Querschnitt des Lachsembryos im 15. Rumpfsegment. Man sieht von der ventralen Peri-

Fig. 14.



Lachsembryo vom 40. Tage. Querschnitt im Bereiche des 17. Rumpfsegments; Dotter auf einen kleinen Rest reduziert, dadurch Leibeshöhle gewaltig erweitert, Dotter steht mit der Leibeswand, nicht aber mit der V. subintestinalis in Verbindung. Die punktierte Linie deutet den Darmdotterabschnitt des ventralen Gekröses an. Vergr. 100/1.

pherie des Darmes in die unpaare Leibeshöhle, welche durch teilweise Resorption des Dotters an Lichtweite zugenommen hat, einen Zellstrang herabhängen, der die Vena subintestinalis enthält. Sobald die Verbindung zwischen Dotter und dorsaler Leibeswand auf diese Weise gelöst ist, wird der Dotter frei beweglich und zieht sich allmählich aus den caudalen Partien des Embryos zurück; er reicht in diesem Embryo nur noch bis zum 17. Rumpfsegment. Durch dieses Zurückweichen des Dotters werden für die Leibeshöhle eigen-

tümliche, auf den ersten Blick unklare Verhältnisse geschaffen. Ich bringe in Fig. 14 einen Querschnitt aus dem 17. Rumpfsegment des Lachsembryo zur Anschauung. Der Dotter endet zugespitzt und der Schnitt trifft gerade noch die äußerste Spitze desselben. Wir sehen infolge dessen eine gewaltige Leibeshöhle sich entwickeln. An der dorsalen Wand der Leibeshöhle hängt der Darm herab und von seiner ventralen Peripherie ein dicker Zapfen, welcher die Vena subintestinalis enthält. An der ventralen Seite liegt der Dotterrest, der mit der Leibeswand durch den Dotterleibeswandabschnitt des ventralen Gekröses in Verbindung steht. Vom Darmdotterabschnitt ist nur der Zapfen und die Vena subintestinalis erhalten; ich habe durch zwei punktierte Linien angegeben, wie ehemals der Zusammenhang zwischen dem Zapfen und der Vena subintestinalis sich verhielt.

Der Abschnürungsprozeß und die Mesenterialfalten.

Der Abschnürungsprozeß ist in diesem Lachsembryo bereits so weit vorgeschritten, daß der hintere Körperabschnitt vom 26. Rumpfsegment an frei liegt, seine letzten Spuren lassen sich bis zum 14. Rumpfsegment nachweisen; weiter cranialwärts kommt nach meinen Beobachtungen der Abschnürungsprozeß nicht zur Geltung. Wie weit tatsächlich die Abschnürung geht, ich unterscheide zwischen Abschnürungsprozeß und tatsächlicher Abschnürung, läßt sich nicht mit voller Bestimmtheit sagen, wahrscheinlich aber nicht weiter als zum 20. Rumpfsegment.

Die Abschnürung vom Schwanz bis zum 20. Rumpfsegment.

Vom Schwanz bis zum 20. Ursegment teilt sich das Gesamtei in Embryonalanlage und Dottersack, wobei sowohl embryonale, wie Dottersackanlage ihren eignen von dem des andern unabhängigen ektodermalen Überzug erhalten.

Die Dotteranlage im Bereiche dieses Abschnittes geht, wie wir später sehen werden, durch Schrumpfung des Dotters und Resorption des Sackes zugrunde. Vom 20. Ursegment an bis zum 18. Ursegment werden wohl die mesodermalen Abschnitte der embryonalen und der Dottersackanlage voneinander ziemlich deutlich abgesetzt, aber nicht mehr voneinander getrennt.

Die Dotteranlage geht auch hier durch Schrumpfung des Dotters und Resorption der mesodermalen Dottersackwand zugrunde, die ektodermale Wand des Dottersackes, die von Anfang an gegen die ektodermale Wand des Embryos nicht abgesetzt ist, bleibt erhalten.

Fig. 15.

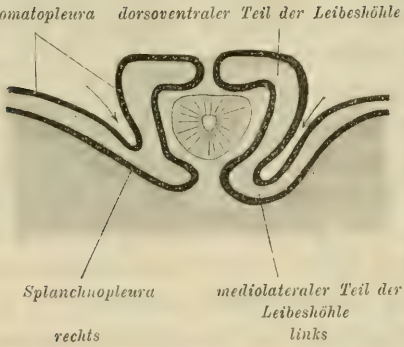


Fig. 16.

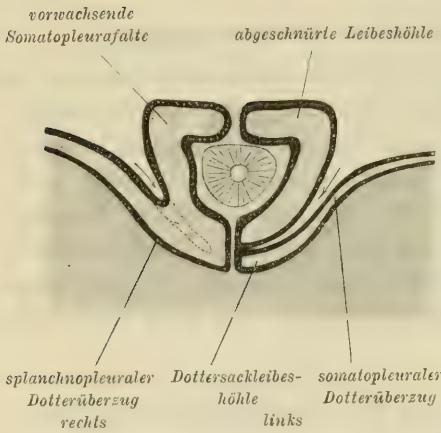


Fig. 17.

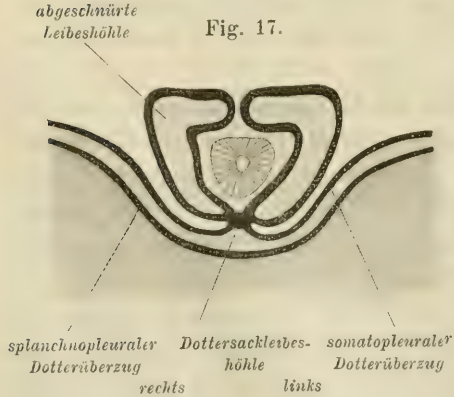


Fig. 15. Schema zur Veranschaulichung des Abschnürungsprozesses und der Bildung der Mesenterialfalten; dient zugleich als Ergänzung der Fig. 7, wo die Seitenplatten noch solid eingezeichnet sind, während hier die manifeste Leibeshöhle in sie eindringt. Zufolge der durch das Ectoderm eingeleiteten Abknickung zerfällt die Leibeshöhle in einen dorsoventralen und einen lateralen Abschnitt. Dorsal und ventral vom Darm Vorschieben von Mesenterialfalten.

Fig. 16. Dieses Schema zeigt das beständige Vorwachsen der Somatopleurafalte, links vom Beschauer hat sie das ventrale Darmdottergekröse bereits erreicht, rechts aber ist schon Verschmelzung und dadurch Abschnürung der Leibeshöhle eingetreten.

Fig. 17. Dieses Schema läßt die Resorption des Darmdottergekröses erkennen, der splanchnopleurale Überzug hat sich dadurch vom Darm freigemacht und ist mit der andern Seite verschmolzen.

Im Bereiche des 18. bis 15. Rumpfsegments kommt es gleichfalls zu einer Absetzung des mesodermalen gegen die Dottersackwand. Es bleibt aber in diesem Abschnitt, wie wir nachher sehen werden, sowohl die embryonale Leibeshöhle wie die Dottersackleibeshöhle erhalten.

Vom 15. Rumpfsegment bis zur Herzanlage kommt es überhaupt nicht zu einer Trennung der beiden Mesoderme des Embryos und des Dotters, und die ganze Leibeshöhle dieses Abschnittes geht in die definitive Leibeshöhle des Embryos über. Dieses verschiedene Verhalten der einzelnen Teile des Embryos bei der Abschnürung gibt von selbst die Einteilung für die nachfolgende Beschreibung.

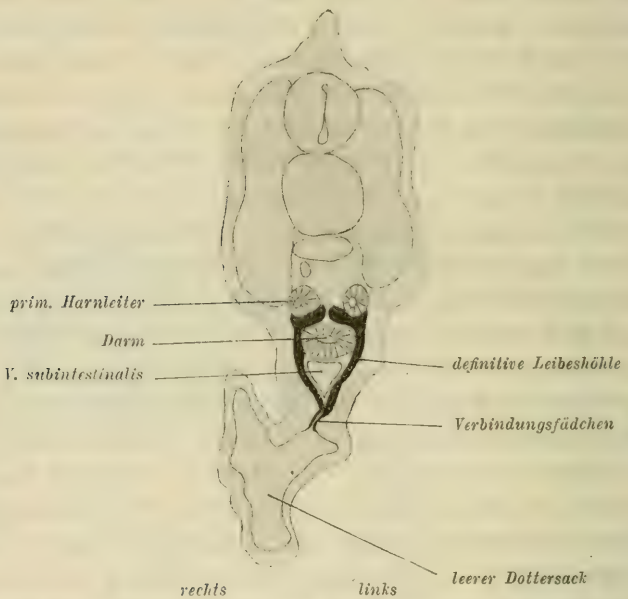
Wir hatten bei der Beschreibung des Embryos vom 38. Tage konstatiert,

daß bei der Abschnürung die Seitenplatte jederseits abgeknickt wird und daß dadurch ein dorsoventraler Abschnitt zustande kommt, der neben dem Darm und ein mediolateraler, der entlang dem Dotter gelegen ist. Wir haben weiter festgestellt, daß von dem dorsoventralen Teil dorsal und ventral zum Darm zwei Falten gebildet werden, welche dorsal und ventral von demselben zusammentreffen und wir haben endlich auch bemerkt, daß aus dem dorsoventralen Abschnitte und den beiden Mesenterialfalten die definitive Leibeshöhle des hinteren Leibesabschnittes hervorgeht.

Bei diesem Embryo können wir die tatsächlichen Verhältnisse verfolgen und es geschieht das am besten an der Hand eines Schemas, das ich in Fig. 7 bereits gegeben habe. Das Schema zeigt uns den Dotter und das ihn umwachsende Mesoderm. Ich habe zunächst die beiden Abschnitte des Mesoderms solid gezeichnet und durch schwarze Farbe hervorgehoben. In Fig. 15 lasse ich jetzt in alle diese Teile die manifeste Leibeshöhle eindringen und man sieht, wie auf diese Weise der Darmdotterabschnitt des ventralen Gekröses zustande kommt. In Fig. 16 habe ich durch gestrichelte Linien angegeben, wie von der Abknickungsstelle zwischen dorsoventralem und mediolateralem Teil die Somatopleura sich faltenartig vorschiebt, bis sie den Darmdotterabschnitt des ventralen Gekröses erreicht. Auf der rechten Seite der Figur ist der vollendete Prozeß gezeichnet; wir sehen die somatopleurale Falte mit dem Darmdotterabschnitt des ventralen Gekröses verschmelzen. In Figur 17 habe ich eingetragen, wie ventral zu dieser Verschmelzungsstelle der unterdessen verschmolzene Darmdotterabschnitt des ventralen Gekröses resorbiert ist und so der Darm vom splanchnopleuralen Überzug des Dottersackes abgelöst wird. Wir sehen dann in dieser Figur den Dotter von der Splanchnopleura als einheitliche Membran umhüllt und die Somatopleura mit den beiden definitiven Leibeshöhlensäcken an der ventralen Seite in Verbindung. Wird dann der Dotter bei der Resorption aus den hinteren Körperabschnitten zurückgezogen und beginnt sich der Embryo vollständig vom Dottersack abzulösen, so erhalten wir die Verhältnisse, wie sie Fig. 18, die dem 21. Rumpfsegmente entnommen ist, wiedergibt. Wir sehen in derselben Darm und Vena subintestinalis von der definitiven Leibeshöhle umhüllt, die hier noch solid und in der Fig. 18 dick schwarz dargestellt ist, von der Vena subintestinalis hängt ein Fädchen herab, welches die definitive Leibeshöhle mit einem zusammengefallenen mesodermalen Sack, der dabei doch noch eine ziemlich bedeutende Lichtung enthält, verbindet.

Die Teile der definitiven Leibeshöhle, welche Darm und Vena subintestinalis umschließen, sind aus dem ehemaligen dorsoventralen Teile der Leibeshöhle entstanden; neu hinzugekommen sind nur zwei Mesenterialfalten, welche, ähnlich den Mesenterialfalten, die wir oben besprochen haben, von dem unterdessen in die Länge gewachsenen dorsoventralen Teil, ventral von der Vena subintestinalis einander bis zur Berührung entgegengewachsen sind. Da wir auf diese Weise zwei Paare von ventralen Mesenterialfalten bekommen, nenne ich

Fig. 18.



Lachsembryo vom 40. Tage. Querschnitt im Bereiche des 21. Rumpfsegments; Darm und V. subintestinalis von solider, fester, definitiver Leibeshöhle umwachsen, diese mit leerem Dottersack durch Fädchen in Verbindung, dorsal vom Darm Mesenterialfalten. Vergr. 100/1.

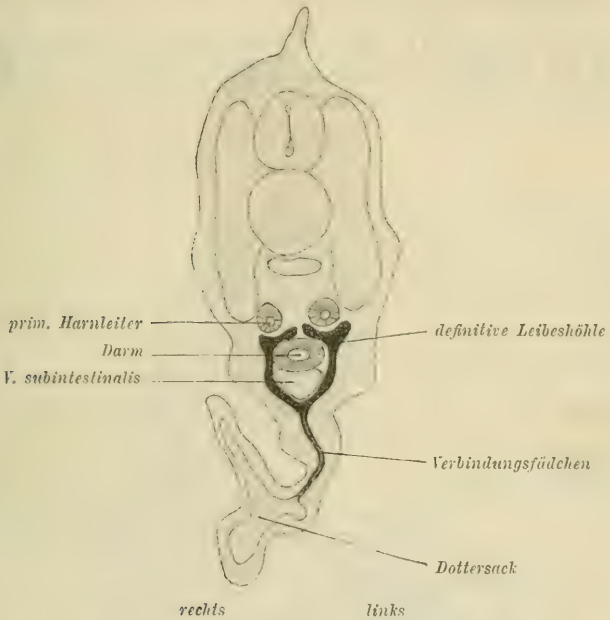
das zuerst ventral vom Darm angelegte Paar, subintestinale und dasjenige Paar, welches ventral von der Vena subintestinalis liegt, subvenöse Mesenterialfalten. Von den vereinigten subvenösen Mesenterialfalten geht dann ein feines Fädchen aus, welches die Verbindung mit dem oben beschriebenen Sacke herstellt. Die Wand des Sackes stellt nichts andres dar als die Somatopleura des mediolateralen Seitenwandabschnittes, dessen Splanchnopleura mit der Zurückziehung des Dotters aus dem Bereiche dieses Rumpfsegmentes verschwunden ist. In der Höhe des feinen Fädchens sehen wir das Ektoderm eingefaltet (Fig. 18); an dieser Stelle erfolgt später die

Vereinigung der beiden Ektodermfalten von rechts und links und die Resorption des Fädchens, und dadurch kommt es zur vollständigen Auftrennung zwischen Embryo und Dottersack. Über das Zugrundegehen des Dottersackes werde ich später berichten.

Abschnürung vom 20. bis 18. Rumpfsegment.

Diese Abschnürung zeigt die gleichen Verhältnisse wie die vorgehenden, nur kommt es hier nicht zur vollständigen Loslösung des

Fig. 19.



Lachsembryo vom 40. Tage. Querschnitt im Bereiche des 23. Rumpfsegments; die Reduktion des Dottersackes ist weiter vorgeschritten als in Fig. 18. Vergr. 100/1.

Embryos vom Dotter. Die somatopleurale Dotterwand, die keinen Dotter mehr zu umschließen hat, fällt schließlich zusammen, verliert ihre Lichtung und wird zu einer soliden Zellmasse, welche zwischen Vena subintestinalis und dem Ektoderm der ventralen Körperwand ausgespannt ist. Später wird dieser Faden vollständig resorbiert. Das Zusammenfallen des Sackes beginnt an der der Vena subintestinalis zugewendeten Seite und schreitet von da ventralwärts vor. Das Fädchen, welches in Fig. 18 die Vena subintestinalis mit dem somatopleuralen Dottersack verbindet, ist an der dorsalen Seite desselben durch Verwachsung entstanden. Ich gebe in Fig. 19 in einem

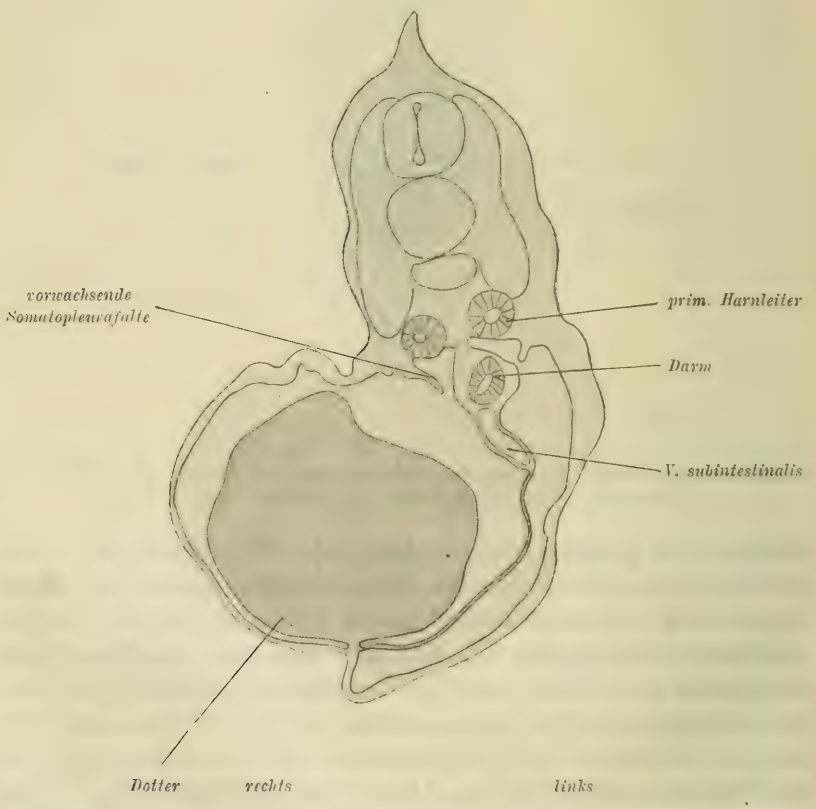
Schema einen Querschnitt, welcher dem 23. Rumpfsegment entspricht und den Prozeß weiter vorgeschritten als in Fig. 18 darstellt.

Wenn dann später nach Resorption des Dottersackmesoderms das Ektoderm sich unmittelbar den subvenösen Mesenterialfalten anlegt, erscheint die Stelle, wo in der Mittellinie die beiden subvenösen Mesenterialfalten zusammentreffen, ein ventrales Darmgekröse, das wir jetzt als sekundäres ventrales Darmgekröse bezeichnen werden und das zeitlebens erhalten bleibt.

Abschnürung vom 17. bis zum 14. Rumpfsegment.

Im Bereiche des 17. bis 14. Rumpfsegments kommen wir, wie die dem 15. Segment entnommene Figur 13 zeigt, in das Bereich

Fig. 20.



Lachsembryo vom 40. Tage. Querschnitt im Bereiche des 14. Rumpfsegments; von der Somatopleura der dorsalen Leibeswand wächst ventralwärts gegen die Splanchnopleura des Darmes eine Falte vor, durch die der Leibeshöhlensack in einen dorsalen und ventralen geschieden wird. Vergr. 100/1.

des Dotters, welcher die Abschnürung, die im Bereiche des 14. Segments ihr Ende findet, beeinflussen muß. Wir sehen in Fig. 20 die bis dahin einheitliche Leibeshöhle sich dadurch in einen dorsalen und einen ventralen Teil spalten, daß von der Somatopleura der dorsalen Leibeswand, lateral von den beiden primären Harnleitern, zwei Falten vorwachsen, welche den Splanchnopleuraüberzug des Darmes zunächst an seiner oberen Peripherie erreichen und dann in weiterem Verlaufe des Wachstums an der lateralen Seite des Darmes und der Vena subintestinalis ventralwärts sich vorschieben. Durch dieses Vorwachsen wird der bis dahin einheitliche Leibeshöhlensack in einen dorsalen und einen ventralen geschieden, welche der embryonalen Leibeshöhle und der Dottersackleibeshöhle der beiden caudalen Abschnitte entsprechen. Diese Bezeichnungen lassen sich übrigens hier nicht anwenden, weil aus beiden Teilen, wie wir sehen werden, die intraembryonale Leibeshöhle hervorgeht.

Vom 14. Rumpfsegment bis zur Herzanlage wird, gegenüber dem Embryo vom 38. Tage, nichts geändert, außer daß der Dottersackleibeswandabschnitt des primären ventralen Gekröses resorbiert wird. Der Dotter liegt daher überall frei in der Leibeshöhle und wird nur dadurch in einer bestimmten Lage gehalten, daß in der Gegend der Leberanlage der Darm nach wie vor mit ihm verwachsen bleibt.

Zum Schlusse gebe ich in einer schematischen Fig. 21 noch einmal einen Überblick über die Leibeshöhlenverhältnisse dieses Embryos. Die Beschreibung erfolgt in caudo-cranialer Richtung. Im Bereiche vom Schwanz bis zum 20. Rumpfsegment sehen wir Leibeshöhle des Embryos und Dottersackleibeshöhle voneinander vollständig getrennt. Die Leibeshöhle des Embryos enthält eine Lichtung und ist deshalb weiß gezeichnet, die Dottersackleibeshöhle fällt zusammen und ist durch Strichelung markiert. Im Bereiche des 18. und 19. Rumpfsegments sehen wir embryonale Leibeshöhle und Dottersackleibeshöhle nicht mehr voneinander getrennt, die Dottersackleibeshöhle aber ist solid und wird deshalb wieder gestrichelt dargestellt. Im Bereiche des 17. bis 14. Rumpfsegments sehen wir zwei Dottersackleibeshöhlen gegeneinander abgegrenzt, beide Räume sind hohl. Im Bereiche des 13. bis 1. Rumpfsegments stoßen wir auf die ungeteilte und unpaare Leibeshöhle.

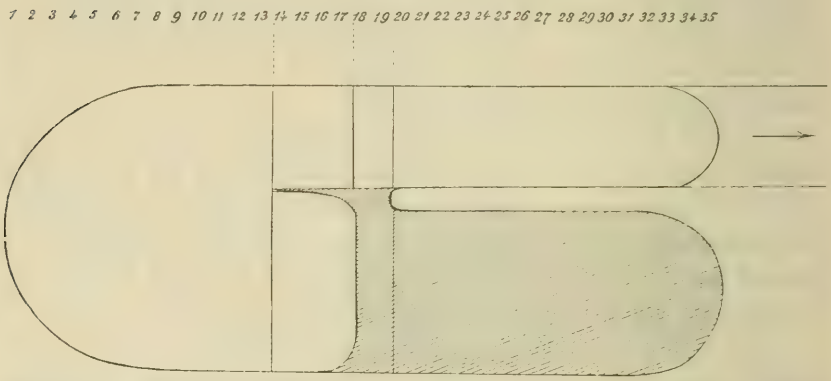
Wir können demnach an der Hand dieses Schemas die Leibeshöhle des Lachsembryos vom 40. und des Forellenembryos vom 43. Tage folgendermaßen beschreiben:

Die aus der Vereinigung der beiden paarigen Cölomsäcke ent-

standene Leibeshöhle erstreckt sich von der Herzanlage bis zum 14. Rumpfsegment, hier angelangt teilt sie sich in zwei Zipfel, in einen langen, dorsalen, welcher der definitiven Leibeshöhle der hinteren Embryohälfte entspricht und einen kurzen, ventralen, an welchem, wie ein schmales Band, die zusammengefallene Dottersackleibeshöhle angefügt ist.

Selbstverständlich wird auch im Bereiche der ungeteilten Leibeshöhle, von der Herzanlage bis zum 14. Rumpfsegment, der Dotter resorbiert und auch hier würde sich dann ein ähnlicher Prozeß ab-

Fig. 21.



Schematische Übersicht der Leibeshöhlenverhältnisse eines Lachsembryos vom 40. Tage. Die Abschnürung der Leibeshöhle des Embryos von der Dottersackleibeshöhle reicht vom Schwanz bis zum 20. Rumpfsegment, die erstere ist weiß, die letztere schraffiert eingetragen. Im Bereiche des 18. und 19. Rumpfsegments sind die beiden Leibeshöhlen nicht mehr voneinander getrennt, die solide Dottersackleibeshöhle ist schraffiert. Vom 18. bis 14. Rumpfsegment findet eine Trennung der beiden Dottersackleibeshöhlen statt, beide Räume sind hohl und vom 13. bis 1. Rumpfsegment ist die Leibeshöhle ungeteilt, d. h. unpaar. Die Richtung des Pfeiles deutet die Fortsetzung des Schwanzes an.

spielen, wie der, welcher in der hinteren Hälfte des Embryos zum Zusammenfallen und zur Resorption des Dottersackes geführt hat, wenn nicht gleichzeitig mit der Resorption des Dotters die Schlingenbildung im Bereiche des Vorderdarmes und Mitteldarmes den freiwerdenden Platz in der Leibeshöhle einnehmen würde. (Mit dem 243. Tage beobachtete ich das Verschwinden des letzten Dotterrestes.) Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wird dann der Teil des Mesoderms, welcher im Bereiche des 17. bis 14. Rumpfsegments die beiden Leibeshöhlenteile voneinander schied, resorbiert und damit wieder die einheitliche Leibeshöhle hergestellt. Das Band, welches der zusammengefallenen Leibeshöhle entspricht, bleibt lange Zeit

erhalten, ist makroskopisch sichtbar und verfällt schließlich ganz allmählich der Resorption.

II. Die Entwicklung der ersten Genitalanlage.

(Literatur.)

Wenn wir das Auftreten der ersten Genitalzellen gleichbedeutend betrachten mit erster Genitalanlage, so ist es das unbestreitbare Verdienst Nussbaums, bei den Knochenfischen zuerst auf dieselbe aufmerksam gemacht zu haben.

In der klassischen Arbeit Waldeyers (70) wird der Genitalzellen noch nicht erwähnt und gehören seine Ureier oder Primordialeier, die er aus Keimepithel hervorgehen läßt, einem wesentlich späteren Entwicklungsstadium an.

Nussbaum bringt uns im Jahre 1880 die Mitteilung, daß er bei einem Forellenembryo von drei bis vier Wochen mit einer Körperlänge von 4 mm in dem einschichtigen Peritonealepithel Zellen gefunden habe, welche sich vor den Epithelien des Cöloms durch ihre Größe und die Größe ihrer Kerne auszeichneten. Diese Zellen nannte er Genitalzellen. Als Prädilektionsstelle ihrer Ansiedlung führt er die Gegend an, wo später sich die Rückenflossen entwickeln. Der betreffende Embryo zeigte noch blasenförmige Urwirbel; Augen- und Gehörbläschen waren angelegt; die Linse bildete eine hohle Ausstülpung; die Chorda dorsalis bestand aus kleinen, eng aneinander gelagerten Zellen. In sämtlichen Zellen waren feine Dotterkörner eingelagert. Von Urniere und Darm fand sich noch keine Spur.

Bei wenige Tage älteren Embryonen mit deutlich entwickelter Urniere und Darm, bei denen das Cölomepithel schärfer hervortrat, wies er Zellen von gleichem Charakter nach, die er ebenfalls als Genitalzellen qualifizierte.

In noch späteren Stadien beobachtete er Teilung und Vermehrung sowohl der Geschlechtszellen als der Cölomzellen. Durch Vermehrung des letzteren wurden die ersteren auseinander gedrängt. Nie konnte er Übergänge von Cölom- in Geschlechtszellen wahrnehmen, weshalb er auch entschieden eine Abstammung der letzteren aus jenen in Abrede stellt. Er vermochte zwar nicht mit Sicherheit die Herkunft der Genitalzellen bei seinen Forellenembryonen nachzuweisen, gelangte aber doch, wie wir später sehen werden, durch Analogieschlüsse zu der Vermutung, daß sie schon im Stadium der

Furchung von denjenigen, welche zum Aufbau des Körpers dienen, sich absondern.

MacLeod (81) betont, einleitend zu dem Kapitel über die Entwicklung der Geschlechtsanlagen bei den Teleostiern, daß dieselben im allgemeinen sehr spät auftreten und langsam sich entwickeln. Seine Untersuchungen erstreckten sich auf *Hippocampus brevirostris*, *Syngnathus acus* und *Gobius*. Bei seinen *Gobius*-Jungen kamen die Geschlechtsanlagen erst 14 Tage nach dem Ausschlüpfen und bei *Hippocampus* und *Syngnathus* ebenfalls einige Zeit nach der Geburt zum Vorschein.

Bei *Hippocampus* beobachtete er zu beiden Seiten des dorsalen Darmgekröses, zwischen den Epithelzellen des Cöloms vereinzelte, durch ihre Größe auffallende Zellen von 5 bis 8 μ Durchmesser, mit großem granulierten Kern. Das wenig entwickelte Protoplasma war durchsichtig und hell. Einige größere Granulationen im Kernkörper machten ihm den Eindruck von Kernkörperchen. MacLeod nennt diese Zellen Ovules primordiaux oder nach Nussbaums Vorgang cellules sexuelles und betrachtet sie als Abkömmlinge der Cölomzellen.

Bei *Gobius*-Jungen, vierzehn Tage nach dem Ausschlüpfen, fand er ebenfalls zu beiden Seiten des Mesenteriums die gleichen großen Zellen, wie bei *Hippocampus*.

Brock (81) macht ebenfalls darauf aufmerksam, daß sich die Geschlechtsorgane bei Teleostiern erst später anlegen und entwickeln. Mit MacLeod läßt er die Geschlechtszellen aus Cölomzellen hervorgehen.

C. K. Hoffmann (86) stützt seine Beobachtungen auf Untersuchungen beim Lachsembryo (*Salmo salar*). Er sah die ersten Urcier, oder wie er sie auch nennt, Vorkeimzellen, schon lange vor Anlage des Mesonephros auftreten, und zwar zumeist auf jener Stelle, wo die Somatopleura in die Splanchnopleura übergeht. Dort traf er sie medialwärts im dorsalen Teil des Mesenteriums und lateralwärts bis zur seitlichen Leibeswand. Bei etwas älteren Embryonen, bei welchen die Entwicklung der Urniere beginnt, beschränken sich nach ihm die Ureier auf den schmalen Raum zwischen den Nephrostomata der Urniere und der Radix mesenterii. Auch Hoffmann betrachtet die Ureier als höher differenzierte Cölom- oder Peritonealzellen, von denen besonders bevorzugte sich durch Teilung in Ureier umwandeln können.

Einen weiteren Beitrag brachte Hector F. J. Jungersen (89).

Als Untersuchungsmaterial benutzte er Embryonen von *Zoarces viviparus*, *Perca fluviatilis*, *Rhodeus amarus*, *Gadus morrhua*, *Pleuronectes*, *Coregonus lavaretus*. Von *Acerina vulgaris*, *Gasterosteus aculeatus*, *Gobio fluviatilis* und *Esox lucius* vermochte er nur ältere Stadien zu gewinnen. Mit Forchhammer und Ratiike teilt er das Embryonalleben der Knochenfische in zwei Perioden:

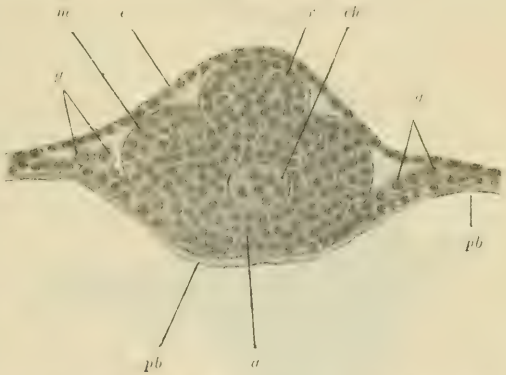
A. das eigentliche Embryonalleben innerhalb der Eikapsel, und

B. das Fötalleben nach Sprengung der Eihüllen.

Zoarces viviparus (S. 110—119).

Bei einem Embryo von kaum 2 mm Körperlänge, bei dem sich Riechorgane, Augenblase mit Linse, sowie Gehörbläschen bereits angelegt hatten, das Rückenmark, noch ohne Kanal, in seinem vorderen Teile von der Chorda getrennt, später mit ihr zu einer Masse verschmolzen war, bei dem auch die Ursegmente bereits angelegt und in der hinteren Partie des Körpers eine Darmanlage zu erkennen war, will Jungersen die ersten Genitalzellen gefunden haben. Er schreibt (S. 111): »An der Seite der Gewebsmasse *m* ist der Raum zwischen Epiblast und Periblast von Zellen eingenommen, von denen einige ganz wie die übrigen embryonalen Zellen aussehen, während einzelne andre durch ihre Größe stark hervortreten; diese großen Zellen lassen sich auf einer bedeutenden Reihe von Schnitten, viele oder wenige beisammen erkennen (Fig. 22, Kopie von Jungersen, Taf. VII Fig. 2 *g*). Es bezeichnen diese unzweideutig die erste Genitalanlage und sie sind Genitalzellen.«

Fig. 22.



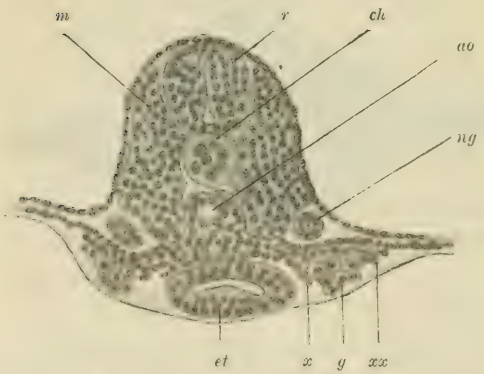
(Jungersen, Taf. VII Fig. 2.) Querschnitt eines Embryos von kaum 2 mm durch die Region der Genitalzellen. *a* Gewebspartie, woraus die Aorta sich entwickelt. *ch* Chorda. *e* Ectoderm. *g* Genitalzellen. *m* Anlage der Muskulatur. *pb* Periblast. *r* Rückenmark.

Ein Blick auf Fig. 22, welche die getreue Kopie der Originalfigur wiedergibt und die stark schematisiert ist, belehrt uns, daß die Gewebsmasse *m* dem Ursegment entspricht; die Zellen lateral von

ihr bilden die annoch solide Seitenplatte, welche aus zwei Zellenreihen besteht, in der dorsalen derselben liegen die sogenannten Genitalzellen.

Wenige Tage später fand er bei Embryonen von ungefähr gleicher Größe, aber in ihrer Entwicklung schon weiter fortgeschritten, — Rückenmark mit Kanal, von der Chorda getrennt, Brustflossen angedeutet, Herz sowie Aorta angelegt, Anlage von Darm ohne After, Kiemenspalten vorhanden, primäre Harnleiter geöffnet — die Geschlechtsanlagen auf jeder Seite von einem ansehnlichen Haufen von Genitalzellen gebildet, der eine ähnliche Ausstreckung wie im früheren besitzt, die Zahl der Zellen ist jedoch bedeutend größer und ihre Lage ist geändert, indem keine andern Zellen unter den Genitalzellen sich finden. Letztere bilden unter dem primären Harnleiter eine ellipsoidische Gruppe, in deren Mitte sie drei- bis vierschichtig auftreten: von dem primären Harnleiter sind sie durch zwei Zellenlagen getrennt, von denen die unterste medialwärts und zum Teil lateralwärts die Genitalzellen zu umwachsen scheinen.« In der zur Illustration dieser Verhältnisse von Jungersen beigegebenen Fig. 4, die ich ebenfalls in der Kopie Fig. 23 wiedergebe, finden sich unter den primären Harnleitern jederseits deutlich die Seitenplatten, die Jungersen medianwärts weder gegen die Aortenanlage noch gegen den Venenstrang abgrenzen kann. Nach der ebenfalls etwas stark schematisiert erscheinenden Figur besteht die Seitenplatte deutlich aus zwei Zellenlagen, welche lateralwärts allmählich in eine übergehen. In gleicher Höhe mit den primären Harnleitern liegen dem ventralen Blatte der Seitenplatte große Zellen an, die von Jungersen wieder als Genitalzellen beansprucht werden. Diese Zellen stellen eine geschlossene Masse dar, welche von den Seitenplatten median und lateral — wie es scheint — umwachsen werden. Während also

Fig. 23.



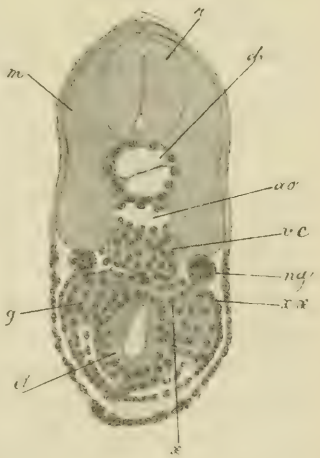
(Jungersen, Taf. VII Fig. 4.) Querschnitt eines etwas älteren Embryos, etwa 2 mm lang. *x—xx* Zellen, die die Genitalzellen umwachsen; *x* bilden wahrscheinlich zugleich die Muscularis des Darmes. *et* Entoderm; *ng* Nierengang. Übrige Bezeichnungen wie in Fig. 2.

Jungersen in seiner Fig. 2 (meine Fig. 22) die sogenannten Genitalzellen in dem dorsalen Blatte der Seitenplatte zeichnet, läßt er sie jetzt in seiner Figur 4 (Fig. 23) ventral zum ventralen Blatte der Seitenplatte liegen; es läßt sich somit in seinen Angaben ein direkter Widerspruch kaum verkennen.

Bei Embryonen von $4^1/_2$ mm hat sich das Bild wesentlich geändert. Ich zitiere wieder die eignen Worte Jungersens. Er schreibt S. 114: »Die Genitalanlagen erscheinen jetzt unter die primären Harnleiter hingerückt, wo ihre medialen Seiten sich einander ziemlich nähern; die hier zwischen ihnen gelagerten Zellen deuten die Mesenteriumanlage an; sonst füllen sie den ganzen Raum zwischen Darm und Leibeswand aus.«

Vergleicht man die Fig. 5 von Jungersen, welche ich gleichfalls in der Kopie, Fig. 24, wiedergebe, mit der Fig. 4 (meine Fig. 23), so wird man leicht ersehen, daß der jetzige Zustand von dem der früheren Stufe dadurch abweicht, daß die früher auf dem Dotter flach ausgebreitete Körperwand sich um den Darm zusammenschließt; dadurch fügt sich die Zellengruppe x an das Darmepithel, dessen Muscularis sie bilden wird, während die Zellen xx die Körperwand innerhalb der Epidermis hervorgehen lassen; eine deutliche Leibeshöhle ist hier nicht vorhanden, indem der ganze Raum zwischen Darm und Körperwand von Zellen aufgenommen ist. Aus dieser Darstellung und den derselben beigegebenen Figuren gelangen wir zur Einsicht, daß Jungersen eine klare Vorstellung über die ersten Genitalzellen noch abgeht. Die Art und Weise, wie er seine Genitalzellen aus der Lage der Fig. 4 (23) in die später in Fig. 5 (24) richtig dargestellte Lage überbringt, und die Leibeshöhle sich bilden läßt, widerspricht völlig den tatsächlichen Verhältnissen. Nach Jungersen würde die Leibeshöhle nicht durch Auftreten eines Spaltraumes in der Seitenplatte entstehen, sondern durch Abgrenzung eines Stückes primärer Leibeshöhle durch die längs des Darmes und dem Ectoderm vorrückende Seitenplatte und beide Teile

Fig. 24.



(Jungersen, Taf. VII Fig. 5.) Embryo $4^1/_2$ mm lang. Bezeichnungen wie in Fig. 4.

des Leibeshöhlenepithels, das viscerale und das parietale Blatt, wären Abkömmlinge der Splanchnopleura.

Bei Embryonen von etwa 10 mm sind die Genitalanlagen durch ein Mesenterium mit dem Darm und durch ein zweites mit der Niere verbunden. Die Genitalzellen werden von flachen Zellen (Cölomzellen) bekleidet, welche sich auch unter sie mischen und deshalb von JUNGERSEN »Stromazellen« genannt werden.

Bei noch größeren Embryonen von 12—14 mm ließen sich keine nennenswerten Veränderungen nachweisen, nur die Gruppierung der Genitalzellen in den Follikeln erscheint etwas mehr markiert.

Perca fluviatilis (S. 131—133).

Die Geschlechtsorgane treten etwas später auf als bei *Zoarces*. JUNGERSEN beobachtete sie zuerst bei Embryonen von 4 mm Körperlänge, bei denen die Augen schon Spuren von Pigment erkennen ließen; Riechgrübchen, sowie kleine Brustflossen waren bereits vorhanden, ebenso Mund und After; Kiemen und Kiemendeckel fehlten; im weiteren fanden sich angelegt: Ohrbläschen, Hohlräume von Gehirn- und Rückenmark, Glomerulus mit primärem Harnleiter, Leber, Herz und große Gefäße, Darm mit kurzem Enddarm. In die hinterste Partie des letzteren mündete die Harnröhre der noch kleinen Blase. Schwimmblase in erster Anlage. Während die Bauchhöhle vor dem Enddarm sich deutlich erkennen läßt, fehlt sie in den caudalen Teilen desselben noch gänzlich. Dort, wo die Bauchhöhle zu erkennen ist, liegen die Genitalzellen in der Somatopleura, wo dies aber nicht der Fall und der Darm nur von Zellmasse ringförmig umschlossen wird, liegen sie zwischen diesen Zellen, von denen sie sich durch ihre Eigentümlichkeiten hervorheben. Sie treten in ziemlich großen Zwischenräumen symmetrisch in zwei Reihen auf, jede Reihe dicht unter dem betreffenden primären Harnleiter, die vordersten Genitalzellen liegen gleich hinter dem Dottersack, die hintersten gleich vor der Harnblase. Bei eben ausgeschlüpften Jungen von 5—6 mm lassen sich die Genitalzellen innerhalb der Somatopleura nachweisen.

Rhodeus amarus (S. 149).

Bei eben ausgeschlüpften Jungen und solchen von 4 mm Länge konnte JUNGERSEN keine Genitalanlagen auffinden, dagegen bei solchen von 5—6 mm Länge. Augen pigmentfrei, Gehör und Riechbläschen vorhanden, ebenso Abschnitte des Rückenmarks mit Kanal; Chorda,

primärer Harnleiter, Glomerulus, Harnblase; Darm noch wenig entwickelt in seinem vordersten Abschnitt, wohl aber in seinem hinteren; After vorhanden; Leber und Schwimmblase angelegt, ebenso Herz und große Gefäße, beide deutlich. Die Geschlechtsanlage bestand aus einzelnen großen Genitalzellen, welche in der Körperwand auf beiden Seiten des Darmes auftraten — ob der Somato- oder Splanchnopleura zugehörend, wird nicht gesagt. In vorgerückteren Stadien scheinen die Genitalzellen stellenweise von Peritonealzellen umwachsen zu werden.

Bei Jungen von 8—9 mm (S. 152) zeigen die Genitalanlagen zu beiden Seiten des hinteren Schwimmblasenabschnittes bereits Bandform und werden aus ziemlich zahlreichen Genitalzellen, mit kleineren Zellen vermischt und von solchen eingeschlossen zusammengesetzt.

Bei Jungen von 9—10 mm ist die bandförmige Genitalanlage caudalwärts verlängert und läßt in ihrem hinteren Teile keine Genitalzellen mehr wahrnehmen. Wie bei den vorgenannten konnte Jungersen auch bei einem $4^1/_2$ mm Jungen von *Gadus morrhua* sowie bei einem 8 mm langen Embryo von *Pleuronectes* und einem eben ausgeschlüpften *Coregonus lavaretus* Genitalzellen nachweisen; bei sämtlichen im Peritonealepithel; dagegen fehlten sie bei eben ausgeschlüpften Jungen des *Idus melanotus* von 6—7 mm und ebenso bei drei Tage alten Jungen vom *Clupea harengus* von 9—10 mm Länge, ja sogar bei Glasaalen *(Anguilla vulgaris)* von 65—71 mm Länge.

Nach diesen vorgeführten Daten stimmen sämtliche Autoren darin überein, daß die erste Genitalanlage in der Bildung der Genitalzellen ihren Ausdruck finde. Sie bezeichnen damit Zellen, die durch ihr Aussehen und durch ihre Größe sich von den Zellen ihrer nächsten Umgebung unterscheiden. Genauere Messungen wurden nur wenige ausgeführt; MacLeod fand ihren Durchmesser von 0,05—0,08 mm und Jungersen bei *Zoarces* von 0,015—0,02 mm. Auch der Zellkern wird als groß und körnig geschildert, das Protoplasma von Jungersen an seinem Material als reichlich, von MacLeod bei *Hippocampus* als spärlich vorhanden. Über Kernkörperchen äußert sich nur MacLeod dahin, daß ihm größere Granulationen im Kerne den Eindruck von Kernkörperchen gemacht haben.

Über die Zeit des ersten Auftretens der ersten Genitalzellen lauten, wie wir gesehen haben, die Angaben bei Knochenfischen sehr verschieden, im allgemeinen treten sie spät auf, oft erst lange nachdem die Jungen ihre Eier verlassen haben.

Was den Ort des Vorkommens der Genitalzellen betrifft, so verlegte ihn Nussbaum dorthin, wo später bei der Forelle die Rückenflossen auftreten. MacLeod fand sie bei seinen *Hippocampus*-Jungen zu beiden Seiten des dorsalen Darmgekröses, zwischen den Epithelien des Cöloms und Hoffmann bei jüngeren Lachsembryonen am Übergang der Somatopleura in die Splanchnopleura, medialwärts im dorsalen Teil des Mesenteriums und lateralwärts bis zur seitlichen Leibeswand, bei älteren zwischen den Nephrostomata der Urniere und der Radix mesenterii. Jungersen ist sich, wie wir nachgewiesen zu haben glauben, über die erste Anlagerung der Genitalzellen, zu einer Zeit, wo noch keine manifeste Leibeshöhle besteht, nicht ganz klar. Bei Embryonen von *Perca fluviatilis* mit 4 mm Körperlänge traf er sie, wo eine Bauchhöhle vorhanden, in der Somatopleura, wo diese noch fehlte, zwischen den den Enddarm umlagernden Zellen. Dicht unter den primären Harnleitern gelagert, bildeten sie zwei symmetrische Reihen, die sich vom caudalen Ende des Dottersackes bis zur cranialen Grenze der Harnblase hinzogen. Jungersen einzig markiert und zwar nur bei *Perca* die craniale und caudale Grenze der Genitalanlage.

Über die Herkunft oder die Abstammung der Genitalzellen gehen die Ansichten der Autoren noch weit auseinander. Während MacLeod, Brock, C. K. Hoffmann und Jungersen in ihnen umgebildete oder höher differenzierte Peritoneal- oder Cölomzellen erblicken, nimmt Nussbaum an, daß sie schon ab ovo Zellen sui generis seien.

Bei Fröschen machte er nämlich die Beobachtung, daß sich schon zur Zeit der Furchung zweierlei Zellen bilden, die Geschlechtszellen und Zellen, aus denen sich der Leib des Embryo aufbaut. Bei Forellenembryonen sah er schon vor der Abschnürung der Urniere Geschlechtszellen auftreten. Bei Fröschen lassen sich dieselben auf Furchungskugeln zurückführen, aus denen die Dotterblättchen erst schwinden, wenn die Anlage der bleibenden Urniere schon einen hohen Grad der Entwicklung erreicht hat und im übrigen Körper des Embryo ähnliche Zellen nicht mehr vorkommen. Man könnte daher sagen, daß bei Tieren, die zur Erhaltung ihrer Art besondere Geschlechtsstoffe ausbilden und sich nicht durch einfache Teilung und Sprossung vermehren, das befruchtete Ei in zwei Teile sich sondre, von denen der eine den Leib des Individuums aufbaut, der andre dagegen die Keime der kommenden Generation darstellt (79) und in einer zweiten Arbeit (80) bemerkt Nussbaum, wo er auf die Entwicklung der Geschlechtsorgane von *Rana fusca* zu sprechen

kommt (S. 6): »Wir konstatieren, daß in der Geschlechtsdrüsenanlage zweierlei Zellen zu unterscheiden seien, von denen beide einen Vermehrungsprozeß durchmachen und wo dann schließlich die eine Art der Zellen ‚Geschlechtszellen' durch die andre Art ‚Peritonealzellen' auseinander gedrängt und umhüllt werden. Die kontinuirliche Größenabnahme der Geschlechtszellen, deren Größe aber beständig die der umgebenden Peritonealzellen um vieles übertraf, ihre gleichzeitige Vermehrung, ohne daß eine einzige unter ihnen aufgetreten wäre, in der die Dottersubstanz fehlte, während die Peritonealzellen schon frühzeitig frei von Dottersubstanz sich zeigen, dies alles lieferte einen unzweideutigen Beweis dafür, daß kein Übergang von Peritoneal- in Genitalzellen denkbar sei.« Und ebenso wenig wie bei *Rana fusca* war er im stande bei Forellenembryonen solche Übergänge zu beobachten. »Wollte man, schreibt er S. 25, annehmen, die Geschlechtszellen hätten sich aus den Peritonealzellen gebildet, müßten isolierte Übergangsformen vorhanden sein, die kleiner wären als die früher (in einem früheren Entwicklungsstadium) beobachteten geteilten Geschlechtszellen. Dies ist aber nicht der Fall. Die vorhandenen kleinen Zellen sind zwar größer als die Peritonealzellen, sie sind aber immer in Gruppen zusammengelagert und gehen ganz sicher durch Teilung aus den primären Geschlechtszellen hervor.« Und endlich S. 112: »Embryologische Studien an niederen Tieren machen es wahrscheinlich, daß die Anlage der Geschlechtsdrüsen schon früh vor jeder Arbeitsteilung der Zellen aus den zum Aufbau des Tierleibes verbrauchten Furchungskugeln abgesondert werden. Wir glauben den Nachweis geliefert zu haben, daß aus den Geschlechtszellen nur Geschlechtsstoffe hervorgehen und daß aus dem Peritonealepithel nur diejenigen Apparate sich bilden, welche gesondert die Funktionen übernehmen, die vorher von der primitiven Bauchhöhle summarisch geleistet wurden. Es teilt sich demnach das gefurchte Ei in das Zellenmaterial des Individuums und in die Zellen für die Erhaltung der Art. In beiden Teilen geht die Zellenwucherung kontinuirlich weiter; nur tritt im Leibe des Individuums die Arbeitsteilung hinzu, während in seinen Geschlechtszellen sich eine einfache additionelle Teilung vollzieht. Die beiden Zellengruppen und ihre Abkömmlinge vermehren sich aber durchaus unabhängig voneinander, so daß die Geschlechtszellen an dem Aufbau der Gewebe des Individuums keinen Anteil haben und aus dem Zellenmaterial des Individuums keine einzige Ei- oder Samenzelle hervor-

geht. Nach der Abspaltung der Geschlechtszellen sind die Konten des Individuums und der Art völlig getrennt.«

Ich habe die Stellung Nussbaums in dieser Frage über die Abstammung der Geschlechtszellen etwas eingehender dargestellt, da sie damals, neu und originell, wie sie war, vielfach angefochten wurde. Seither aber haben eine Reihe weiterer Beobachtungen, zuerst an niederen, späteren, aber auch an höheren Tieren dargetan, daß bei vielen schon sehr früh eine Sonderung der Genitalzellen von den somatischen Zellen stattfindet und daß dieselben, wo sie aus somatischen Zellen hervorzugehen scheinen, nur sekundär mit den betreffenden Gewebsschichten in Verbindung getreten sind.

Besonders überzeugend sind die glänzenden Untersuchungen Boveris bei *Ascaris megalocephala* (92), in denen er zur Evidenz nachweist, daß die Differenzierung in somatische und Genitalzellen schon im zweizelligen Furchungsstadium beginnt. Von da an tragen die einen wie die andern ihren bestimmten Charakter; aus den somatischen gehen nur noch somatische Zellen hervor; die Genitalzelle aber spaltet sich in zwei Zellen, von denen die eine den Charakter der Genitalzelle beibehält, die andre sich dagegen in eine somatische umwandelt. Diese, wie die vorher und gleichzeitig mit ihr aus der Teilung hervorgegangenen Zellen bauen den Körper des Embryos auf, während der Teilungsmodus der Genitalzelle noch während mehreren Generationen in der angedeuteten Weise fortläuft. Dann aber erzeugt die Genitalzelle nur noch chromatinreiche Genitalzellen, die den Grundstock zu der neuen Keimdrüse liefern.

Aber auch für die niederen Wirbeltiere, die Fische, mehren sich die Beweise für die schon früh auftretende Trennung der Genitalzellen von den somatischen Zellen.

Eigenmann gibt uns in seiner Mitteilung Kenntnis über Geschlechtsdifferenzierung bei *Cymatogaster aggregatus* (96), wobei er bemerkt, daß bereits mit der fünften Furchungsgeneration eine Sonderung der Genitalzellen von den somatischen wahrzunehmen sei. Bis zu einer Körperlänge des Embryos von 6 mm bleibt dann die Zahl der Genitalzellen ungefähr die gleiche und der Charakter der beiden Zellenarten ein scharf ausgeprägter; vereinzelte Genitalzellen verlieren sich in Ectoderm und Entoderm. Bis zu einer Körperlänge von 7 mm erhalten sich die Genitalzellen inert, dann aber beginnen sie sich zu teilen und die Geschlechtsleiste zu bilden, wobei sich offenbar auch die Peritonealzellen beteiligen.

Wheeler (99) fand bei *Petromyzon* die Geschlechtszellen bereits

schon in dem Stadium, in welchem die ersten Kiementaschen auftreten, angelegt, wobei sie in enge Verbindung mit dem Entoderm treten. Sie sollen außerordentlich dotterreich sein und es auch lange bleiben. In Form eines Stranges im hinteren Drittel des Embryos gelegen, überschreiten sie caudalwärts die Kloake. Später wächst die Leibeshöhle nach hinten und kommt dann das caudale Ende des Geschlechtszellenstranges cranial vor die Kloake zu liegen. Noch später lagern sich die Geschlechtszellen ventral vom primären Harnleiter und treffen beim Embryo von 7 mm von beiden Seiten in der Medianlinie zusammen. Von allen embryonalen Zellen halten sie die Dotterplättchen am längsten fest.

Auch für die Selachier erbrachte Beard (00) den Beweis von der Unabhängigkeit der Genitalzellen von den somatischen Zellen. Er untersuchte die Keimzellen bei *Raja batis* von ihrem ersten Auftreten bis zum jungen Fisch von 70 mm Länge. Wahrscheinlich fällt ihr erstes Entstehen mit dem frühesten Furchungsstadium zusammen. Sie liegen anfangs außerembryonal und beginnt die Einwanderung in den Körper bei Embryonen von 12 Ursegmenten. Solange sie nicht in großer Zahl beisammen liegen, zeigen sie oft Fortsätze, die sie zu amöboiden Bewegungen befähigen. Sie wandern mit Ausnahme der Chorda fast in alle Gewebe des Körpers ein, hauptsächlich ziehen sie aus dem Dottersack aufwärts zwischen Splanchnopleura und Darm in den hinteren Abschnitt des Blastoderms. Viele von ihnen gehen wohl zugrunde, andre lagern sich an bestimmten Stellen an und liefern jedenfalls unter Hinzutretung mesodermaler Zellen die Keimdrüse.

Einen weiteren Beitrag über die Herkunft der Genitalzellen bei den Salachiern verdanken wir Woods (02). Seine Untersuchungen beziehen sich auf *Acanthias*. Indem er, von entwickelteren jüngeren Embryonen ausgehend, die Genitalzellen weiter rückwärts verfolgte, gelangte er zu der Überzeugung, daß Genitalzellen bereits schon vorhanden sind, bevor der Embryo sich gebildet hat. Sämtliche Zellen, welche gleichsam den Grundstock bilden, aus dem sich später das Entoderm und das Mesoderm differenziert, haben nach ihm die Charaktere der Genitalzellen, nur läßt es sich noch nicht feststellen, welche von ihnen Genitalzellen werden und welche nicht. Die Genitalzellen bewahren den früheren embryonalen Charakter, scharfe Zellgrenzen und Dotterreichtum, sowie große Zellkörper, während die andern unter Verlust bestimmter morphologischer Charaktereigenschaften zu somatischen Zellen werden. Woods gibt der Vermutung

Raum, es möchten die Zellen sowohl aus dem primitiven Entoderm, als auch aus dem Dotter entstanden sein, und stützt sich dabei auf eine Arbeit von His (00), die derselbe jüngst über außerembryonale Blutentwicklung bekannt gab.

Wenn der Embryo gebildet ist, liegen die Genitalzellen im sogenannten Keimwall, in welchem die drei Keimblätter zusammentreffen. Hier lassen sie sich zählen. Zwischen den Stadien mit 9—30 Ursegmenten liegen alle Genitalzellen am hinteren Ende des Embryos, wo die drei Keimblätter sich treffen und wandern von da aus und in das Mesoderm ein. Bei einem Embryo von 2,75 und 3,5 mm Körperlänge liegen die Genitalzellen, 98 resp. 230 an Zahl, noch sämtlich im Mesoderm oder ventral vom Mesenterium, bei einem von 6 mm mit 256 Genitalzellen dagegen sind bereits 34 von denselben in die Genitalregion ausgewandert und beherbergt das Mesoderm noch 222 und bei einem Embryo von 8 mm Länge mit 296 Genitalzellen liegen im Mesoderm 154, im Mesenterium 73 und in der Genitalanlage 69 und endlich bei einem solchen von 34 mm sind bereits sämtliche Genitalzellen, 710 an Zahl, in die Genitalregion eingewandert.

Wir sehen also, daß die von Nussbaum zuerst vertretene Ansicht, daß die Genitalzellen in ihrer Abstammung nichts mit somatischen Zellen zu tun haben, sondern Gebilde sui generis seien, immer mehr an Boden gewinnt und zwar gestützt auf Tatsachen, die auch der strengsten Kritik standzuhalten vermögen, und es ist alle Aussicht vorhanden, daß an der Hand weiterer Forschungen ihre Zahl sich mehren werde.

Eigne Beobachtungen.

Obgleich mir aus den frühesten Stadien der Entwicklung — bei Forelle bereits von der ersten Furchung an — Embryoserien zur Verfügung gestanden, so war ich doch außerstande, zu dieser Zeit schon eine Differenzierung von somatischen und Geschlechtszellen nachweisen zu können.

Bei Forelle vom 25. Tage nach der Befruchtung und bei Lachs noch 6 Tage später, also am 31. Tage, kamen mir sowohl in der Somatopleura[1], als auch in der Splanchnopleura der Seitenplatten

[1] Wenn ich hier von Einlagerung von Gebilden, die wir bald als Genitalzellen kennen lernen werden, in die Somatopleura und Splanchnopleura spreche, so ändert dies an meiner Stellungsnahme, wie ich sie in dem Abschnitte »Leibeshöhle« (S. 518) zum Ausdrucke gebracht habe, nicht das geringste, und passe

Gebilde zu Gesicht, die, zwischen Cölomzellen eingelagert, sich von diesen, sowie auch von den übrigen somatischen Zellen durch ihre auffallende Größe unterschieden. Mit außergewöhnlich großen Kernen versehen, ließen sie jedoch noch keine Kernkörperchen erkennen. Das Zellprotoplasma erschien blaß und ohne nachweisbare Struktur. Die granulierten Kerne zeigten gleichfalls geringes Tinktionsvermögen und ist daher ihr Aussehen ebenfalls blaß. Bei jüngeren Embryonen haben diese Zellen eine mehr ovale oder ovoide, bei älteren eine mehr rundliche Form. Ihre Größenverhältnisse sind verschieden und zeigen bei Forelle und Lachsembryonen im allgemeinen das gleiche Verhalten, d. h. Messungen solcher Zellen bei einem und demselben Individuum führen zu ganz differenten Werten. Ich nahm bei 22 Lachsembryonen, vom 31. bis 191. Tage nach der Befruchtung, in der Weise Messungen vor, daß ich von jedem derselben je zehn solcher Zellen von möglichst verschiedener Größe untersuchte, wobei ich für die Länge einen Durchschnittswert von 17,26 μ, für die Breite einen solchen von 14,84 μ erhielt. Während, wie bereits angeführt, in jüngeren Stadien der Längendurchmesser überwiegt, findet später ein Ausgleich statt, so daß die Zellen sich mehr der runden Form nähern. Messungen bei Embryonen vom 31. bis 82. Tage nach der Befruchtung ergaben auf eine Durchschnittslänge von 18 μ eine Dicke von 13,30 μ, bei zehn Embryonen vom 85. bis 191. Tage dagegen ein Verhältnis von 15,8 zu 14,68 μ. Die Zunahme des Breitendurchmessers ist aber im Vergleich zu der Abnahme des Längendurchmessers eine so geringe, daß wir eine Abnahme des Gesamtvolumens konstatieren müssen und da wir später eine Vermehrung der Genitalzellen durch Teilung feststellen werden, so will ich gleich hier schon darauf aufmerksam machen, daß eine Volumsabnahme zu beobachten ist, bevor eine Teilung dieser Zellen eintritt. Eine Vergleichung der Größenverhältnisse von Zelle und Kern bei einem Lachsembryo vom 31. Tage nach der Befruchtung ergab folgendes Resultat:

Zelle	10,4,	15,6,	18,2,	20,8 μ
Kern	4,0,	7,8,	10,4,	13,0 -

Aus dieser Tabelle geht hervor, daß die Größe des Kernes mit

ich mich hier, bis jene dort angedeuteten Verhältnisse mehr abgeklärt sind, dem allgemeinen Sprachgebrauche an, nach welchem das Blatt, welches Darm und Dotter anliegt, als Splanchnopleura, dasjenige aber, welches die dorsale und laterale Körperwand überzieht, als Somatopleura bezeichnet wird.

der Größe der Zelle zunimmt und daß bei großen Zellen das Verhältnis der Größe der Kerne besonders hervortritt.

Vergleichen wir noch die Größenverhältnisse der von mir als Genitalzellen prätendierten Gebilde mit denen der benachbarten Cölomzellen beim gleichen Embryo vom 31. Tage, so ergibt sich, wenn wir die niedrigsten, mittleren und höchsten Werte ins Auge fassen, folgendes Ergebnis:

Genitalzelle und Kern	Cölomzelle und Kern
10,4 : 4,0 μ	7,5 : 2,5 μ
15,6 : 7,8 -	7,5 : 3,0 -
20,8 : 13,0 -	8,0 : 5,5 -

Diese Tabelle lehrt uns 1) daß die größte Cölomzelle mit 8 μ Durchmesser noch nicht den Durchmesser der kleinsten Genitalzelle mit 10,4 μ erreicht und 2) daß bei Cölomzellen, ähnlich, wie bei den Genitalzellen zu beobachten ist, bei der Größenzunahme der Zelle das Größenwachstum des Kernes ein stärkeres ist.

Überall hebt sich also die überwiegende Größe der Genitalzellen gegenüber den Cölomzellen ab und wenn ich noch beifüge, daß im Gegensatze zu den blassen Kernen der Genitalzellen diejenigen der Cölomzellen durch ihr intensives Tinktionsvermögen sich auszeichnen, so glaube ich die morphologische Differenzierung der Genitalzellen genügend hervorgehoben zu haben.

Zur Übersicht des allgemeinen Entwicklungszustandes der beiden Embryonen (Forelle und Lachs), bei denen ich zuerst Genitalzellen begegnete, lasse ich eine kurze Beschreibung derselben folgen.

Der Forellenembryo vom 25. Tage besaß, aus der Serie bestimmt, eine Körperlänge von 3,14 mm. Er ist flach auf dem Dotter ausgebreitet; Medullarrohr und Augenblase vorhanden, Linse fehlt; Gehörbläschen in Anlage; ebenso Vorniere und primärer Harnleiter; Zahl der Ursegmente beträgt 18; Chorda vorhanden; ebenso Kiemen- und übriger Darm, beide geschlossen. Die oben beschriebenen, durch ihre Größe sich abhebenden Zellen liegen mit Ausnahme einer in der dorsalen Wand der latenten Leibeshöhle, also in der Somatopleura und zwar lateral vom primären Harnleiter. Ihre Zahl beschränkt sich auf vier, wovon zwei im siebenten und je eine im achten und neunten Ursegmente liegen.

Bei einem andern Forellenembryo vom 26. Tage und 12 Ur-

segmenten fand ich an der gleichen Stelle wie beim vorigen sechs solcher Zellen, wovon vier der Somatopleura und eine der Splanchnopleura angehörten; eine befand sich zwischen den beiden Seitenplatten.

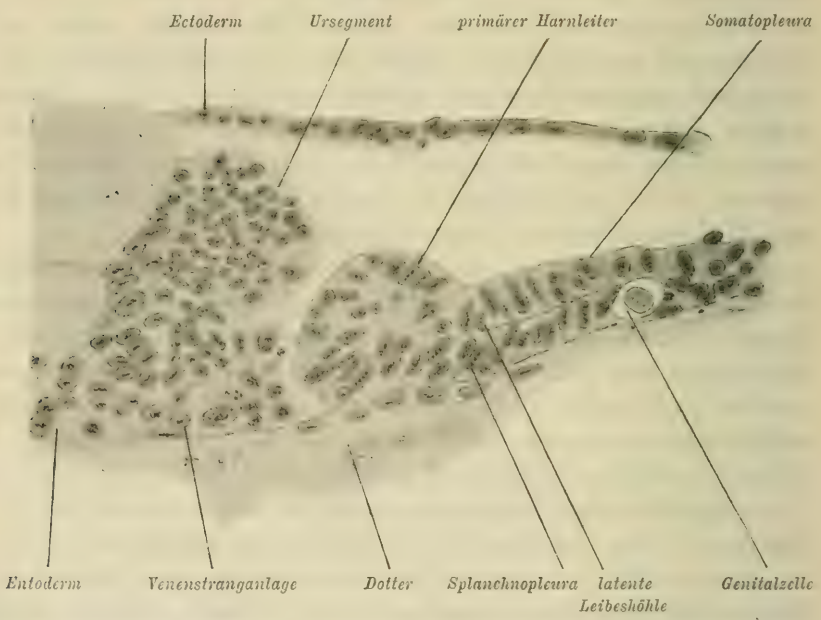
Der Lachsembryo vom 31. Tage nach der Befruchtung hatte (Serienbestimmung) eine Körperlänge von 3,6 mm. Seine Entwicklung war wesentlich weiter vorgeschritten als bei den beiden angeführten Forellenembryonen. Das Ectoderm bestand zumeist aus einer einfachen Zellenlage, die Zellen kubisch oder oval, ihre Kerne oval oder rund. Cranial vom Medullarrohr Hirnbläschen erkennbar; im Auge sekundäre Augenblase mit Chorioidealspalte, kein Pigment, Linse völlig abgeschnürt, zeigt Kugelform; Gehörbläschen, sowie Riechbläschen in Anlage, letztere in Gestalt verdickten Epithels; 34 Ursegmentpaare: Herz und Pericard abgeschnürt, Aorta und Cardinalvene unterscheidbar, ebenso die Vena subintestinalis; Vorniere und primärer Harnleiter deutlich ausgebildet, Glomerulus in Anlage; Kiemendarm enthält drei Kiemenspalten in Anlage, Darm seiner ganzen Länge nach geschlossen, After entspricht dem 34. Ursegment, soeben durchgebrochen. Caudal hat sich der Schwanz bis zum 27. Ursegment vom Dotter abgeschnürt.

Wie bei den Forellenembryonen liegen auch hier die fraglichen Zellen in den Seitenplatten des die latente Leibeshöhle begrenzenden Mesoderms. Da aber die Lage der Leibeshöhle zu den primären Harnleitern sich geändert hat, so liegen sie nicht mehr lateral, sondern ventromedial zu denselben. Die Zahl der genannten Zellen beläuft sich auf 20, die sich je in gleicher Zahl auf die rechte und linke Körperhälfte verteilen; 13 gehören der Somatopleura, vier der Splanchnopleura an, drei liegen zwischen diesen beiden Blättern. Das Gebiet ihres Vorkommens erstreckt sich bei diesem Embryo vom 10. bis zum 30. Ursegment. Hier liegen sie in zwei parallel zur Körperachse verlaufenden Reihen, in bald größeren, bald kleineren Abständen voneinander und bilden auf diese Weise in craniocaudaler Richtung verlaufende Streifen. Diese Streifen sind für die Ansiedlung dieser Zellgebilde charakteristisch, indem sie sich nur ihrem Verlaufe entsprechend nachweisen lassen. Die craniale und caudale Abgrenzung markiert sich schon verhältnismäßig früh und wird später nur noch um weniges überschritten. Es ist dies das gleiche Territorium, auf dem wir später die Keimleiste und Keimfalte sich entwickeln sehen. Wenn wir die Charaktere dieser schon wiederholt besprochenen Zellen mit ihrem Vorkommen auf einem für die

Entwicklung der Genitalanlage geradezu typischen Gebiete zusammenhalten, so dürfte wohl auch der letzte Zweifel, daß es sich bei ihnen um Genitalzellen handle, behoben sein. Um in Zukunft für das Gebiet ihres Vorkommens einen bezeichnenden Ausdruck zu besitzen, möchte ich dasselbe als Keimlager oder Keimregion bezeichnen und da wir später noch Zellen begegnen werden, die in ihrem äußeren Habitus große Ähnlichkeit mit den Genitalzellen zeigen, aber außerhalb des soeben genannten Gebietes auftreten, diese dann im Gegensatze extraregionale nennen.

Zur Illustrierung der ersten Genitalzellen bei Forelle und Lachs verweise ich auf die Fig. 25, 26 und 27. Fig. 25 veranschaulicht

Fig. 25.

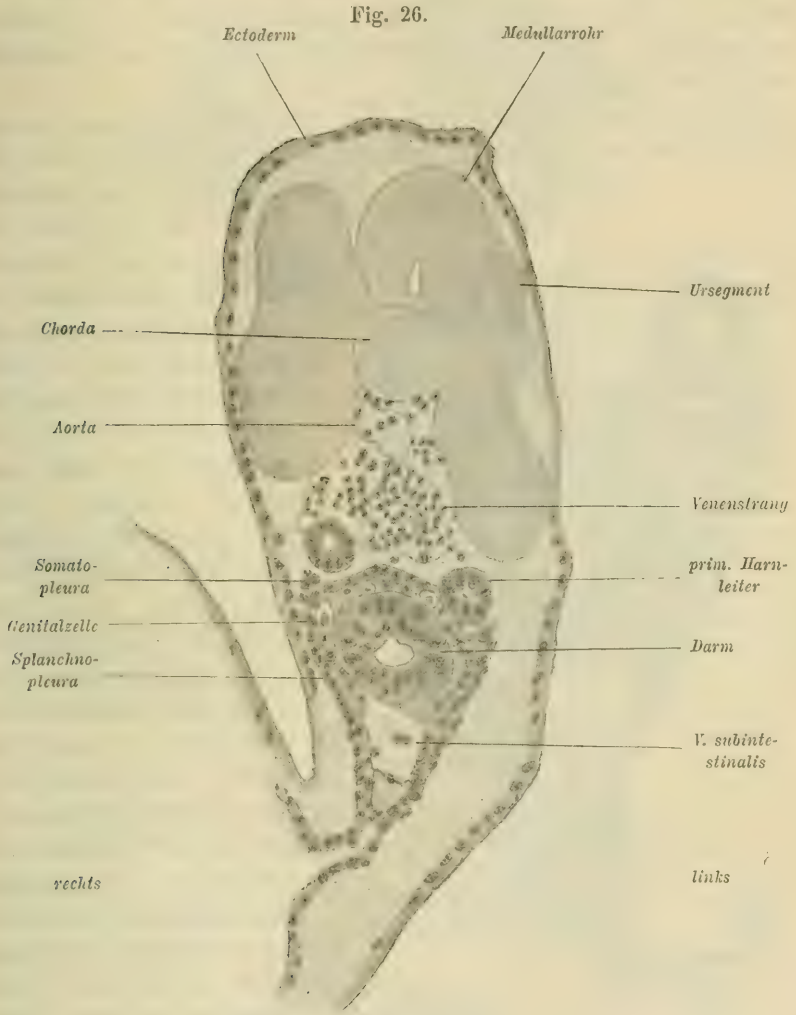


Forellenembryo vom 25. Tage nach der Befruchtung. Querschnitt der linken Körperseite, in der Splanchnopleura eine außerordentlich große Zelle (Genitalzelle). Vergr. 260/1.

einen Querschnitt aus der Forellenserie vom 25. Tage nach der Befruchtung. Wir finden in demselben Ectoderm, Medullarrohr und Entoderm angegeben. Das Mesoderm zeigt das abgegliederte Ursegment und die bereits in Dreiteilung begriffene Seitenplatte. Zwischen Ursegment und Entoderm liegt der mediale Teil der primären Seitenplatte, der Venenstrang. Die beiden andern Teile, primärer Harnleiter und sekundäre Seitenplatte, sind noch nicht

voneinander getrennt; immerhin läßt sich der verdickte primäre Harnleiter schon leicht gegen die sekundäre Seitenplatte abgrenzen. In

Fig. 26.



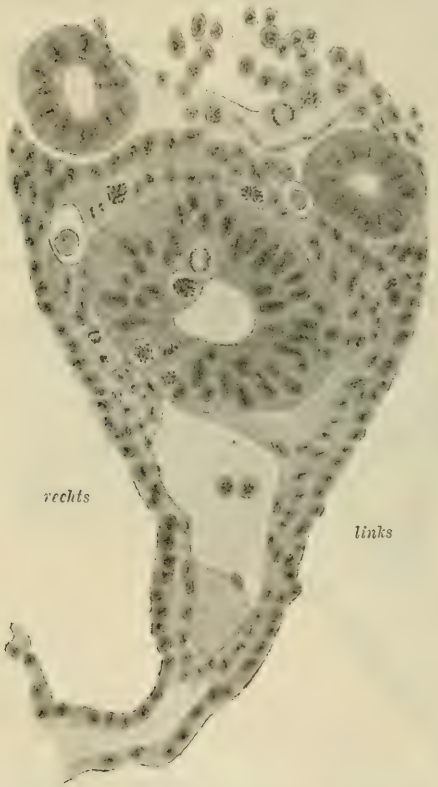
Lachsembryo vom 31. Tage nach der Befruchtung. Der Querschnitt, dem 25. Ursegment entsprechend, zeigt ein Übersichtsbild, in welchem dorsal Medullarrohr, ventral von diesem Chorda und seitlich von beiden die Ursegmente liegen, ventral folgen auf die Chorda, Aorta, Venenstrang, ventrolateral von diesem die primären Harnleiter und ventral vom Venenstrang der Darm, von den Seitenplatten umfaßt; Somato- und Splanchnopleura nicht überall voneinander zu differenzieren, in der Splanchnopleura je rechts und links eine Genitalzelle; ventral vom Darm die V. subintestinalis. Vergr. 185/1.

der sekundären Seitenplatte ist die latente Leibeshöhle durch eine scharfe Linie, welche Somatopleura und Splanchnopleura voneinander

abgrenzt, gekennzeichnet. In der Splanchnopleura liegt eine, durch ihre Größe und ihren großen, blassen Kern in die Augen springende Genitalzelle. In der unmittelbaren Umgebung derselben finden sich auffallend kleine somatische Zellen, deren Kleinheit sich vielleicht auf den Druck, den die wachsende Genitalzelle auf ihre Umgebung ausübt, zurückführen läßt.

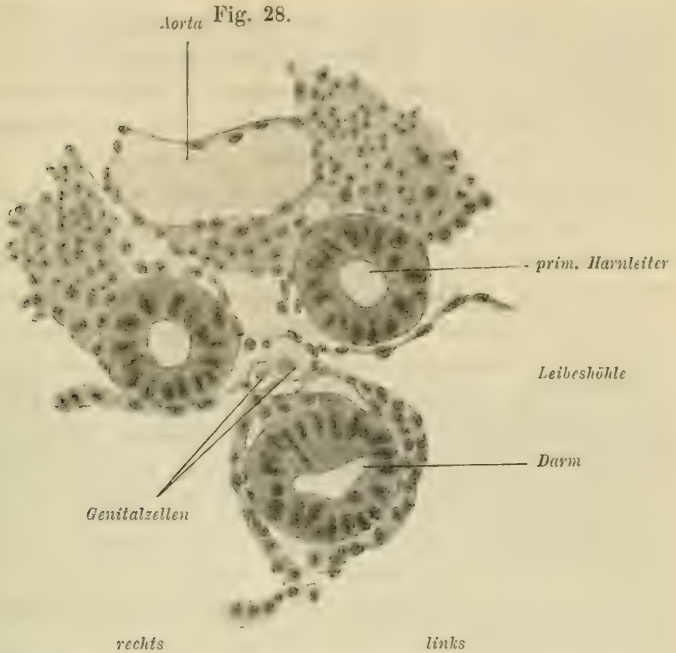
Die beiden folgenden Abbildungen bringen ein etwas weiter vorgerücktes Stadium eines Lachsembryos vom 31. Tage nach der Befruchtung zur Anschauung. Fig. 26 stellt im Querschnitt ein Übersichtsbild dar. Er ist dem 24. Ursegment entnommen und mit schwächerer Vergrößerung (185/1) gezeichnet. Medullarrohr, Chorda und Ursegmente sind nicht ausgeführt: dagegen Aorta, Stammvene und primärer Harnleiter; ebenso der Darm mit Lumen; unter dem Darm die Vena subintestinalis. Die den Darm zwischen sich aufnehmenden Seitenplatten lassen bei dieser Vergrößerung Somatopleura und Splanchnopleura nicht überall mit erwünschter Deutlichkeit voneinander unterscheiden. Immerhin treten rechts und links, rechts ventral, links ventromedial zum primären Harnleiter je eine Genitalzelle hervor und gewinnt man besonders bei der ersten den Eindruck, daß sie der Splanchnopleura eingefügt sei. Bei der stärkeren Vergrößerung (Fig. 27) ist das Ectoderm weggelassen; Somato- und Splanchnopleura sind scharf gegeneinander abgegrenzt. Das Mesoderm

Fig. 27.



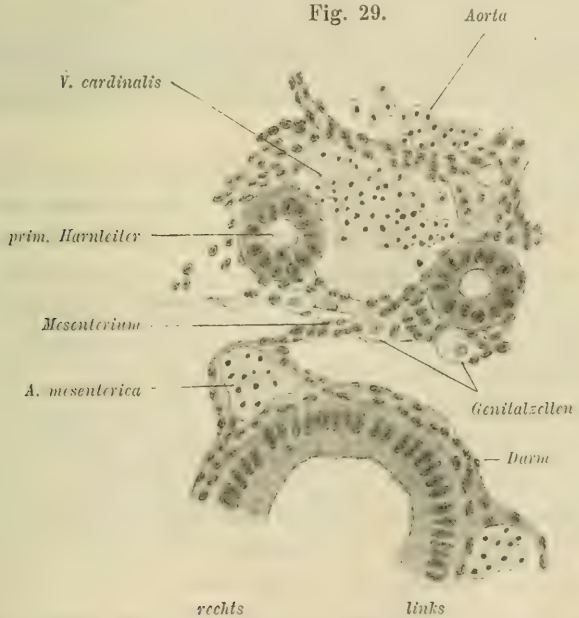
Lachsembryo vom 31. Tage. Querschnitt gibt das Bild von Fig. 26, d. h. Darm mit den Seitenplatten und Genitalzellen, sowie die primären Harnleiter und einen Teil des Venenstranges in starker Vergrößerung. Vergr. 333/1.

Fig. 28.



Lachsembryo vom 35. Tage nach der Befruchtung. Querschnitt entsprechend dem neunten Ursegment, zwei Genitalzellen an der Radix mesenterii. Vergr. 333/1.

Fig. 29.



Lachsembryo vom 68. Tage nach der Befruchtung. Querschnitt im Bereiche des 14. Rumpfsegments; Lagerung von Genitalzellen an der dorsalen Leibeswand. Vergr. 333/1.

bildet zu beiden Seiten des Darmes eine hakenförmige Figur; der eine Schenkel des Hakens (dorsoventraler Teil s. Kap. I S. 521) steigt zwischen Ectoderm einerseits und Darmrohr und V. subintestinalis anderseits, von der Verbindung mit dem Dottersack bis zum primären Harnleiter in die Höhe. Hier angelangt, biegt er rechtwinklig (dorsale Mesenterialfalte, s. Kap. I S. 523) um und strebt, zwischen Harnleiter und Darmrohr durchpassierend, der Mittellinie zu, trifft hier auf den entsprechenden Schenkel der andern Seite und legt sich so dicht demselben an, daß beide Schenkel nicht voneinander zu trennen sind. Der aufsteigende Schenkel läßt in der Nähe der V. subintestinalis etwas undeutlich zwei Lagen erkennen, aber erst in der Höhe des Darmrohres und in dem horizontalen Schenkel des Mesoderms tritt die Scheidung in Somatopleura und Splanchnopleura deutlicher hervor und zeigt uns die feine Linie zwischen denselben, daß wir es mit der latenten Leibeshöhle oder dem zukünftigen Cölom zu tun haben. Rechts in der Splanchnopleura, links in der Somatopleura finden wir je eine Genitalzelle eingelagert. In der Splanchnopleura, sowie im Darm finden sich zahlreiche Mitosen.

Ein Vergleich zwischen den in Teilung sich befindlichen somatischen Zellen und den Genitalzellen ergibt für den Leser einen deutlichen Unterschied zwischen beiden; ich lenke die Aufmerksamkeit auf diesen Unterschied, weil Sedgw. Minot (94) behauptet, daß die Genitalzellen Rückerts (88) vergrößerte, zur Teilung sich anschickende somatische Zellen wären.

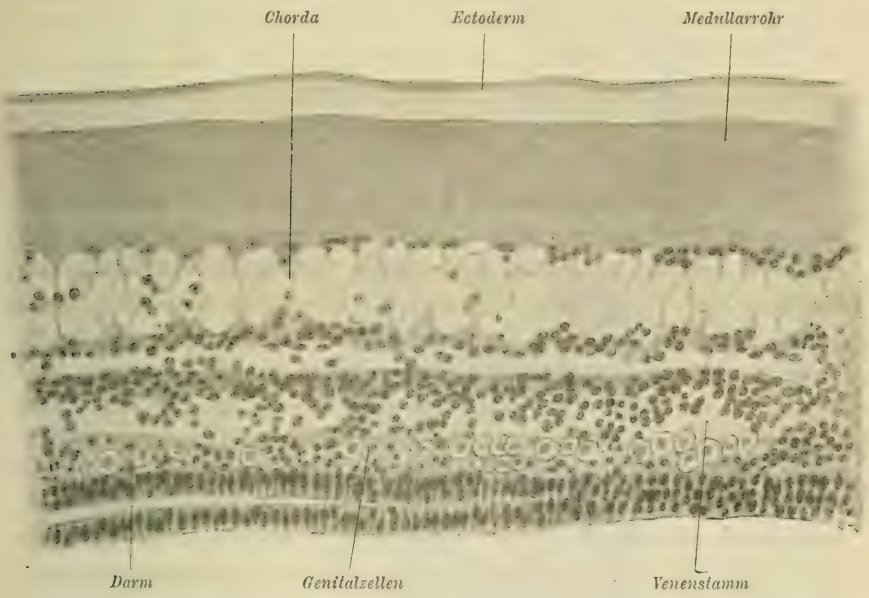
Zur Veranschaulichung der Lagerung der Genitalzellen füge ich die Fig. 28 und 29 bei. Fig. 28 ist einem Querschnitte aus dem Bereiche des neunten Rumpfsegments eines Lachsembryos vom 35. Tage nach der Befruchtung entnommen; die Leibeshöhle hat sich von beiden Seiten, unter starkem Winkel, gegen die Medianlinie vorgeschoben; rechts unmittelbar der Radix mesenterii anliegend, finden sich zwei Genitalzellen, eine größere und eine kleinere. Fig. 29 stellt einen Querschnitt, entsprechend dem 14. Rumpfsegmente eines Lachsembryos vom 68. Tage dar und wir sehen an der dorsalen Leibeswand drei Genitalzellen gelagert, zwei ventral zu den betreffenden primären Harnleitern, eine an der Radix mesenterii.

Um eine Vorstellung von der Lagerung der Genitalzellen im Längsdurchmesser des Keimlagers zu bekommen, füge ich in Fig. 30 die Zeichnung eines einem Lachsembryo vom 36. Tage nach der Befruchtung entnommenen Sagittalschnittes bei. In dorsoventraler Rich-

tung folgen sich: 1) Ectoderm, 2) Medullarrohr, 3) Chorda, 4) Aorta, 5) Stammvene, 6) Keimregion mit Genitalzellen und 7) Darmrohr. Die Genitalzellen liegen bald vereinzelt, bald zu zwei oder auch in Gruppen beisammen, zwischen ihnen finden sich Kerne von Cölomzellen.

Die Vermehrung der Genitalzellen ist bei den Salmoniden eine

Fig. 30.



Lachsembryo vom 36. Tage nach der Befruchtung. Sagittalschnitt zur Demonstration der zwischen Venenstrang und Darm gelagerten Genitalzellen. In dorsoventraler Richtung folgen sich: Ectoderm, Medullarrohr, Chorda, Aorta, Stammvene, Genitalzelle und Darm. Vergr. 90/1.

langsame, ja, wenn ich meine Lachsserien zur Grundlage nehme, bleibt die Zahl der Genitalzellen bis zum 185. Tage eine stabile. Denn wenn auch an einzelnen Tagen ihre Zahl anzuschwellen scheint, folgen dann wieder Tage mit geringerer Zahl; wie überhaupt in diesen Verhältnissen eine große Variabilität zu beobachten ist. Zur Veranschaulichung dürfte am besten die anschließende Tabelle dienen, in welcher in der linken Kolonne das Alter des Embryos, in der rechten die Zahl seiner Genitalzellen angegeben sind.

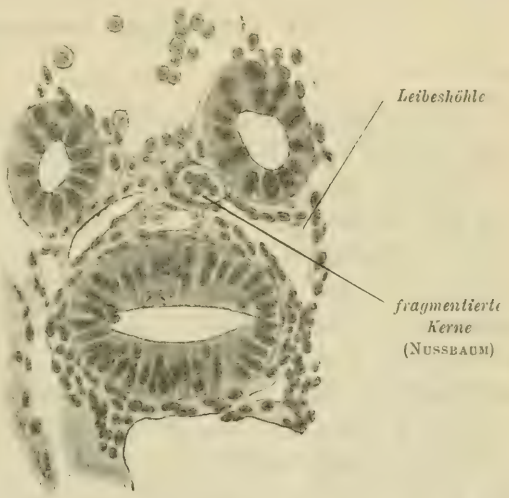
Tag nach der Befruchtung	Zahl der Genitalzellen	Tag nach der Befruchtung	Zahl der Genitalzellen
31	20	82	44
33	23	85	60
35	40	88	54
38	42	92	30
40	45	101	40
45	45	112	54
50	47	119	37
55	73	154	46
60	51	185	234
68	46	199	373
75	44		

Wir sehen also besonders vom 35. Tage an bis zum 55. ein langsames Anschwellen, dann aber ein Abschwellen und in den folgenden Tagen ein höchst unregelmäßiges Auftreten der Genitalzellen bis zum 185. Tage, wo eine rapide Vermehrung derselben Platz greift. Wie die graphische Tabelle auf Taf. XIII zeigt, liegen die Zahlenverhältnisse auf beiden Körperhälften ziemlich gleich, bald überwiegt die eine die andre und umgekehrt, so daß von einem nennenswerten Unterschiede nicht gesprochen werden kann. Metamerie existiert nicht. Die Lagerung der Genitalzellen in der Keimregion ist eine sehr ungleiche, bald liegen sie näher beieinander, bald durch bedeutende Abstände getrennt, ja bei einem Embryo vom 119. Tage betrug ein solcher Abstand sieben Rumpfsegmentbreiten. Was die Länge des Keimlagers betrifft, so ist dieselbe nicht nur verschieden bei verschiedenen Embryonen, sondern auch in der linken und rechten Seite desselben Embryos; das Alter kommt dabei nur wenig in Betracht. Die Ausdehnung des Keimlagers differierte in meinen Serien zwischen 12 und 20 Rumpfsegmenten, wobei zu bemerken ist, daß cranialwärts nie das neunte, caudalwärts nie das 32. Rumpfsegment überschritten wurde. Da aber der After durchschnittlich zwischen 38. und 39. Rumpfsegment zu liegen kommt, so tritt die letzte Genitalzelle etwa 6—7 Segmentbreiten vor ihm auf und erstreckt sich somit das Keimlager caudalwärts beinahe durch die ganze Leibeshöhle. Solange die Leibeshöhle noch latent ist, liegen die Genitalzellen bald in der Somatopleura, bald in der Splanchnopleura oder auch zwischen diesen Blättern gelagert. Nimmt aber ihre Lichtung zu, so finden sie sich mit Vorliebe in dem an der Wurzel des Mesenteriums gelegenen Winkel oder zwischen

diesem und dem primären Harnleiter, an der Dorsalwand des Cöloms. Nur ausnahmsweise begegnete ich und zwar sowohl im splanchnopleuralen Überzug der ventralen Darmwand, als auch zwischen den Blättern des Mesenteriums bei einem Embryo vom 82. Tage, extraregionalen Zellen, die in ihrem ganzen Verhalten große Ähnlichkeiten mit Genitalzellen darboten. Ob es sich in diesem Falle wirklich um Genitalzellen handelt, die vielleicht im Begriffe stehen nach der Keimregion auszuwandern oder ob sie an ihrem gegenwärtigen Standorte nur ein ephemeres Dasein fristen, um dann wieder zu verschwinden, oder ob es sich endlich um Gebilde handelt, die, aus embryonalen Zellen hervorgegangen, ihren akquirierten Charakter wieder einbüßen, wage ich nicht zu entscheiden.

Die Größenverhältnisse sowie das Aussehen der Genitalzellen ändern sich mit der fortschreitenden Entwicklung des Embryos. Im allgemeinen verringert sich ihr Volumen, und zwar vorwiegend auf Kosten des Protoplasmas, während der Kern eher eine Zunahme zeigt. Der Kern gewinnt schärfere Konturen, verliert sein granuliertes Aussehen und läßt dagegen in seinem Innern sowohl als auch in seinen Randpartien feine Chromatinkörnchen erkennen. Vom 46. bis 50. Tage an treten die ersten Kernkörperchen auf. Sie sind noch sehr klein, rund und nur schwach tingiert. Später zeigen sie größeres Tinktionsvermögen, werden größer und nehmen auch an Zahl zu. Nur selten treten fragmentierte Kerne oder wie sie Nussbaum (80) nannte, maulbeerartige Kerne auf. Ich fand sie besonders deutlich bei einem Lachsembryo vom 46. Tage nach der Befruchtung und bringe sie in Fig. 31 zur Ansicht. Links an der Wurzel des Mesenteriums (in der Figur rechts) sehen wir eine große Zelle und

Fig. 31.



Lachsembryo vom 46. Tage nach der Befruchtung. Querschnitt, fragmentierter Kern nach Nussbaum. Vergr. 427/1.

in ihr beieinander liegen sechs Kernfragmente. Nussbaum teilte unterm 18. Mai 1885 der Niederrheinischen Gesellschaft mit, daß der Kern aus seinen Teilen, also aus seinen Fragmenten regenerationsfähig sei und in jüngster Zeit (02): »Es kommt auch eine Kernvermehrung ohne Mitose vor, die Kerne können sich auch teilen, ohne daß die Zellen die Teilung mitmachen. Ein maulbeerförmiger Kern braucht sich nicht immer zu teilen.« Ich führe diese Sätze von Nussbaum an, ohne mir ein Urteil über ihren Wert oder Unwert erlauben zu wollen.

Auf die Lagerung und die Veränderung der Genitalzellen in der Genitalleiste und in der Genitalfalte werde ich im nächsten Abschnitte zu sprechen kommen.

III. Entwicklung der Genitalfalte.

Literatur.

Früher schon als bei den Knochenfischen finden wir die Genitalfalte bei den Selachiern beschrieben und zwar von Semper (75).

Semper läßt die Genitalfalten zwischen den Segmentaltrichtern und dem Mesenterium als zwei von vorn nach hinten verlaufende Peritonealduplikaturen entstehen. Jede Genitalfalte besitzt eine mediale und eine laterale Fläche und eine freie ventrale, sowie eine dorsale oder Insertionskante. Beide Flächen werden von meist einschichtigem, niedrigen Epithel bedeckt. Zwischen beiden Flächen liegt fibrilläres Bindegewebe, zelliges Stroma, Blut- und Lymphgefäße. Die starke Anhäufung von Stromazellen im caudalen Abschnitte der Genitalfalte nennt Semper epigonales Organ. Die Genitalfalte setzt sich aus einem Ureier- oder Gonadenabschnitt und einem epigonalen Abschnitt zusammen.

Bei den Teleostiern (*Trutta fario*) war es wiederum Nussbaum (80), der, wie die Genitalzellen auch als erster die Genitalfalte beschrieben hat. »Die Genitalzellen,« so schreibt er, »werden allererst von Peritonealzellen umwachsen. Auf diese Art entsteht eine Leiste, die er Genitalleiste nennt. In der Genitalleiste werden in Zwischenräumen Genitalzellen eingeschlossen. Durch Teilung der Genitalzellen entsteht Vermehrung derselben. Sie häufen sich an und bilden Nester, die anfangs noch ziemlich auseinander liegen. Durch beständiges Hineinwuchern von Stromazellen werden die Nester in immer kleinere Gruppen zerlegt und werden diese, indem die Genital-

zellen sich fortwährend teilen, einander näher gerückt. Aus den Genitalzellen können sowohl Eizellen wie Follikelzellen hervorgehen.«

Brock (81) S. 433 bemerkt, daß er die erste Anlage der Geschlechtsdrüse, wo aus dem Keimepithel eine Anzahl Zellen zu Geschlechtszellen heranwachsen, nicht beobachtet habe, dagegen bei *Conger vulgaris* die Bildung der Ureierfalte und das Einwandern von Geschlechtszellen in ihr Stroma. Im Querschnitt liegen dieselben in meist einfacher Schicht unter dem Epithel der einen Seite, während der übrige Raum vom bindegewebigen Stroma eingenommen wird. Er bezeichnet die laterale Seite als Keimseite, die mediale als Blutgefäßseite. »Im allgemeinen,« schreibt er (S. 435) »ist alles Epithel der Keimseite Keimepithel, nur die oberste Spitze scheint neutrales Gebiet zu sein. Die Beschränkung der Regio germinativa auf die laterale Seite der Geschlechtsanlage ist eine außer den Teleostiern nur noch bei gewissen Elasmobranchiern bekannt gewordene Eigentümlichkeit (Balfour).«

MacLeod (81) S. 515 und 516, hat seine Beobachtungen bei *Hippocampus*, *Belone acus* und *Gobius* gemacht. Nachdem die Genitalanlage unbestimmte Zeit, bei *Gobius* mehr als einen Monat ohne wesentliche Veränderung verharrte, beobachtete er bei *Hippocampus* und *Belone acus*, daß eine Gruppe von zwei bis drei Geschlechtszellen an der Oberfläche des Peritonealepithels einen kleinen Vorsprung (saillie) bildete. Mit zunehmendem Alter des Embryos vergrößerte sich dieser leistenartige Vorsprung, seine Zellen vermehrten sich und er beobachtete, daß sie mit peripherer Schicht einen Bindegewebskern (noyau conjonctif) umgeben. Gleichzeitig verengt sich der Basalteil der Falte, während ihr freier Teil sich verdickt und dadurch ein keulenartiges Aussehen bekommt. Dieser Teil bildet später den Körper der Keimdrüse, während der verengte, stielartige, zum Ligamentum suspensorium wird. Die Anlage der Keimdrüse verliert bald ihren ursprünglichen Charakter, indem einige periphere Genitalzellen an Umfang zunehmend, in den Bindegewebskern des Organs eindringen und da dieser Kern sehr klein ist, genügt die Einwanderung von zwei bis drei Genitalzellen, um ihn vollständig zu maskieren. Man gewinnt dann den Eindruck, als ob sein Zentrum aus einigen großen Genitalzellen, vermischt mit einer geringen Zahl viel kleinerer, bindegewebiger Elemente bestehe. Diese zentral gelegene Partie ist stets von kleiner gebliebenen Genitalzellen umgeben. Unter Vermehrung ihrer Elemente nimmt die Keimdrüse beständig zu und gewinnt der zentrale Bindegewebskern, indem beständig Geschlechts-

zellen in ihn einwandern, an Umfang. Ein Teil der peripheren Geschlechtszellen scheint zugleich wieder in den primitiven Zustand der platten Zellen zurückzukehren. Diese Umwandlung vollzieht sich auf der ganzen medialen Fläche der Genitalfalte, sowie auch auf dem größeren Teil der lateralen. Nur die der Insertionsstelle der Genitalfalte zunächst gelegenen Genitalzellen der lateralen Fläche behalten ihren Charakter bei, ein Verhalten, auf das übrigens bereits Balfour bei den Elasmobranchiern und Brock bei den Muraenoiden aufmerksam gemacht hat.

Während C. K. Hoffmann (86) S. 629 vor Anlage der Urniere die ersten Urkeimzellen meistens am Übergang der Somatopleura in die Splanchnopleura, aber auch medialwärts im dorsalen Teil des Mesenteriums und von da lateralwärts bis zur Leibeswand auftreten läßt, fand er dieselben bei älteren Lachsembryonen einem umschriebenen Raum, zwischen den Nephrostomata der Urniere und der Radix mesenterii, zugewiesen. Sie bilden hier die erste Anlage der Genitalfalte. Die Urkeimzellen vermehren sich durch Teilung und Neubildung vom Cölomepithel aus. Dadurch nimmt die Falte an Größe und Umfang zu und wächst gleichzeitig nach vorn und hinten weiter. Schon früh kann man an ihr eine mediale und eine laterale Seite unterscheiden. Die laterale Seite besteht aus höheren und größeren Zellen als die mediale und beteiligt sich vorzugsweise an der Bildung neuer Ureier, weshalb sie Keimseite genannt wird. Die mediale Seite, als Hauptträgerin von Blutgefäßen, wird Blutgefäßseite genannt. In den früheren Stadien liegen zwischen dem Keimepithel der lateralen und dem Peritonealepithel der medialen Seite zahlreiche noch indifferente Zellen, aus denen später wahrscheinlich das bindegewebige Stroma hervorgeht, abwechselnd mit Ureiern, welche von anderen Zellen umhüllt werden. Bei jungen Tieren mit schon resorbiertem Dotter sind die Geschlechtsdrüsen noch sehr wenig entwickelt. Unter Teilung der schon vorhandenen und Anlage neuer Ureier aus dem Keimepithel und ihrer Einwanderung nach innen, sowie durch Entwicklung eines bindegewebigen Stromas nimmt die Falte mächtig zu. Aus den Ureiern entwickeln sich durch Anhäufung Zellnester, die ihrerseits von anderen Zellen follikelartig umhüllt und durch spärliches Bindegewebe mehr oder weniger vollständig voneinander getrennt werden. Über das spätere Schicksal dieser Follikelzellen weiß Hoffmann nichts anzugeben und ebensowenig, ob sie aus Bindegewebszellen oder Peritonealzellen resp. aus Keimepithel hervorgegangen sind. Immerhin neigt er zu der letzteren

Annahme, weil dieselben schon zu einer Zeit vorhanden waren, als noch kein bindegewebiges Stroma sich differenziert hatte. Bei jüngeren Tieren reicht die Genitalfalte vom Pronephros bis zu den Pori abdominales. Die Ureier resp. Ureiernester finden sich im oberen Drittel, während sie weiter nach hinten fehlen und wird hier die Genitalfalte aus erhöhten Peritonealzellen gebildet, welche sich einstülpen und durch Rinnenbildung einen Kanal erzeugen. Dieser Kanal gleicht aber mehr einem soliden Strang, in dem anfangs von einer Lichtung fast gar nichts wahrzunehmen ist. Bei Männchen bleibt der Kanal bestehen, bei Weibchen wird er zurückgebildet.

Jungersen (89) S. 165 u. f. bestätigt nach seinen Untersuchungen an *Salmo fario* und *Coregonus lavaretus* die Darstellung von Nussbaum und ebenso bei *Rhodeus amarus*, wo die Genitalzellen in gleicher Weise, wie bei den vorigen, von Peritonealzellen umwachsen werden. Bei Jungen von *Perca* und *Gadus* können hier und da zwei oder drei Geschlechtszellen einen kleinen Haufen, sogar zwei Schichten und somit stellenweise kleine Vorsprünge bilden, bevor eine eigentliche Genitalfalte auftritt; hierdurch wird eine Art Übergang zu dem für *Zoarces* charakteristischen Verhalten gemacht, wo zuerst eine bedeutende Anhäufung von lauter Genitalzellen die Genitalfalte bildet und die Peritonealzellen im Anfang nur eine untergeordnete Rolle spielen; später jedoch beteiligen sich die letzteren lebhafter, indem sie auch hier die Genitalzellen umwachsen, nachher zwischen diese hineinwandern und kleinere Haufen von ihnen gleichsam ausscheiden. Der überaus große Reichtum an Genitalzellen bleibe übrigens für *Zoarces* charakteristisch und habe er bei keiner andern Species das gleiche gefunden. Die Genitalfalte setzt sich somit aus Geschlechtszellen und Peritonealzellen zusammen und ihr Wachstum geschieht dadurch, daß beide sich durch Teilung vermehren, ohne daß eine Umbildung von Peritonealzellen in Genitalzellen und ebensowenig das Gegenteil stattfinde. Vorder- und Hinterende werden ausschließlich aus Peritonealzellen gebildet; ein Unterschied zwischen medialer und lateraler Seite besteht nicht, so daß von einem Keimepithel nicht die Rede sein kann. Eine Einwanderung fremder Gewebsmassen in die Genitalfalten findet bei Teleostiern niemals statt, so daß alle die späteren Elemente und Gewebsformationen der Geschlechtsorgane: Eier, Samen, Muskeln, Bindegewebe, Blutgefäße usw. notwendigerweise Derivate der beiden ursprünglichen Elemente: Geschlechtszellen und Peritonealzellen sein müssen.

Eigne Beobachtungen.

Genitalleiste und Genitalfalte.

Die Keimdrüsenanlage läßt in ihrer Entwicklung zwei Stadien unterscheiden, das Stadium der Genitalleiste und das Stadium der Genitalfalte. Der Unterschied dieser beiden Stadien ist jedoch nur ein gradueller, indem das zweite Stadium, das der Faltenbildung, als eine Weiterentwicklung und ein Auswachsen der das erste Stadium darstellenden Genitalleiste betrachtet werden kann.

Im allgemeinen sprechen wir von Leiste, solange es sich im Verlaufe der Genitalanlage um eine leistenartige, meist einschichtige, solide Verdickung des Cölomepithels handelt, die nur aus Cölomzellen und Genitalzellen besteht. Wächst diese Leiste unter Vermehrung des Epithels ventralwärts in die Leibeshöhle vor, und bildet sich in ihrem Innern ein Kern (Stromakern) aus, so spreche ich von Falte.

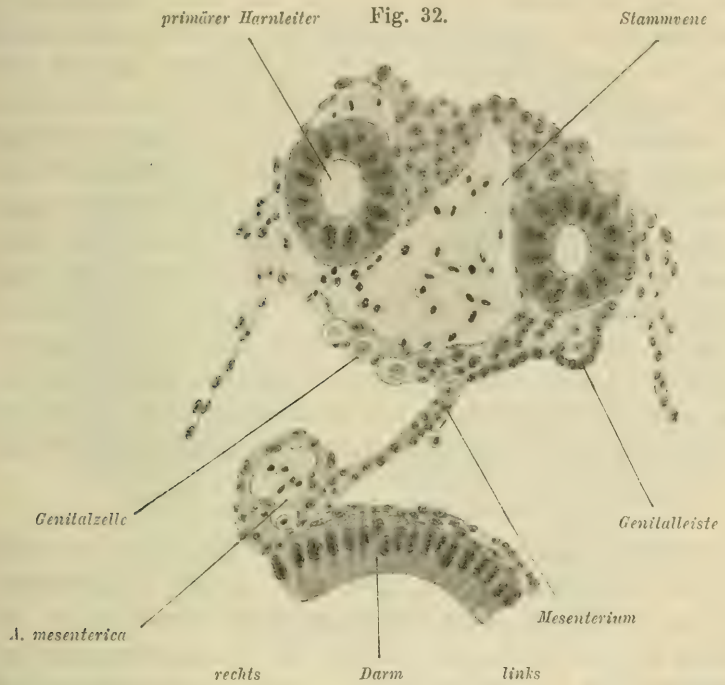
Ich habe bereits an einer andern Stelle darauf aufmerksam gemacht, daß bei Lachsembryonen und Lachsjungen bis zum 185. resp. 199. Tage nach der Befruchtung oder etwa 80—95 Tage nach dem Ausschlüpfen die Zahl der Genitalzellen eine ziemlich konstante bleibt, von dieser Zeit an aber rasch anschwillt. Zugleich habe ich darauf hingewiesen, daß die Genitalzellen zu beiden Seiten der Medianlinie des Körpers, zwischen Mesenterium und primären Harnleitern sich anlegen, wo sie jederseits eine diskontinuirliche, jedoch nicht metamere Reihe bilden. Diesem Gebiete habe ich den Namen »Keimlager« oder »Keimregion« gegeben; ihm entsprechend beginnt auch die Entwicklung der Genitalleiste und Genitalfalte und schreitet von da aus sowohl cranialwärts, als caudalwärts vor. Wir können daher sowohl an der Genitalleiste, als an der Genitalfalte je nach der Lage zum Keimlager drei Abschnitte unterscheiden. Und zwar möchte ich den vor dem Keimlager gelegenen, cranialen Teil als progonalen, den dem Keimlager entsprechenden als gonalen, und den caudal dem Keimlager sich anschließenden als epigonalen Abschnitt bezeichnen. Diese Benennungen wähle ich analog einer schon von Semper (75) eingeführten Bezeichnung für das epigonale Organ, worunter er bekanntlich den caudalen, keimzellenfreien Abschnitt der Ureierfalte verstand.

1. Bildung der Genitalleiste.

Die ersten Anzeichen der Entwicklung einer Genitalleiste beobachtete ich bei einem Lachsembryo von 60 Tagen nach der Befruch-

tung und zwar entsprechend der Mitte des späteren gonalen Abschnittes, im Bereiche des 10.—23. Rumpfsegments. Diese Anlage der Genitalleiste ist jedoch noch eine diskontinuierliche, aus einzelnen hintereinander gelegenen Verdickungen des Cölomepithels bestehende. Jede dieser Verdickungen ist an eine Genitalzelle gebunden (Fig. 32); sie entsteht durch Vergrößerung der Cölomzellen und durch Vermehrung derselben. Ein Teil der Genitalzellen erscheint bereits von Cölomzellen umwachsen. Zellvermehrung und Zellvergrößerungen

Fig. 32.



Lachsembryo vom 85. Tage nach der Befruchtung. Querschnitt entsprechend dem 14. Rumpfsegment; rechts drei nackte Genitalzellen, links Genitalzellen von Cölomzellen umhüllt, Bildung der Genitalleiste. Vergr. 333/1.

ändern nichts an dem Charakter der Cölomzellen, die Kerne bleiben nach wie vor rund. Da die einzelnen Verdickungen in ihrer Lage an die Genitalzellen gebunden sind und wie wir bereits bemerkt haben, die Genitalzellen nicht metamer auftreten, so lassen auch die einzelnen Verdickungen des Cölomepithels, welche als Vorläufer der Genitalleiste zu betrachten sind, selbstverständlich keine Metamerie erkennen. Die Entwicklung der Genitalleiste geht nun in der Weise vor sich, daß die einzelnen Verdickungen des Cölomepithels in der

Mitte des späteren gonalen Abschnittes d. i. im Bereiche des 19. und 20. Ursegments zu Leistenanfängen zusammenfließen, während sich im vorderen und hinteren Teile desselben neue Verdickungen anlegen. Das Zusammenfließen der einzelnen Verdickungen zu Leisten beginnt, wie wir bereits bemerkt, am 60. Tage. Am 82. Tage nach der Befruchtung haben die Epithelverdickungen die vordere Grenze des späteren Gonalabschnittes d. i. das 11. resp. 13. Ursegment erreicht und am 92. ist die Bildung der Genitalleiste soweit vorgeschritten, daß sie cranial das 9., caudal das 35. Rumpfsegment, d. h. den Bereich des späteren progonalen und epigonalen Abschnittes erreicht. Im gonalen Abschnitte, d. h. im Bereiche des 13.—23. resp. 25. Rumpfsegments, ist jetzt eine einheitliche, kontinuierliche Leiste vorhanden, während im progonalen und epigonalen Abschnitt die Leiste nur in den an den gonalen Abschnitt anstoßenden Partien vorhanden ist, in den übrigen nur durch einzelne Epithelverdickungen repräsentiert wird. Die größte Ausdehnung der Genitalleiste wurde bei einem jungen Lachs 185 Tage nach der Befruchtung beobachtet, das Ende derselben fand sich zwischen 40. und 41. Rumpfsegment und bestand auch hier schließlich nur noch aus einzelnen Epithelverdickungen. Als wichtig für spätere Untersuchungen ist hervorzuheben, daß das hintere Ende der Genitalleiste noch caudal vom After zu liegen kommt, der in diesem Lachs im 40. Rumpfsegmente lag.

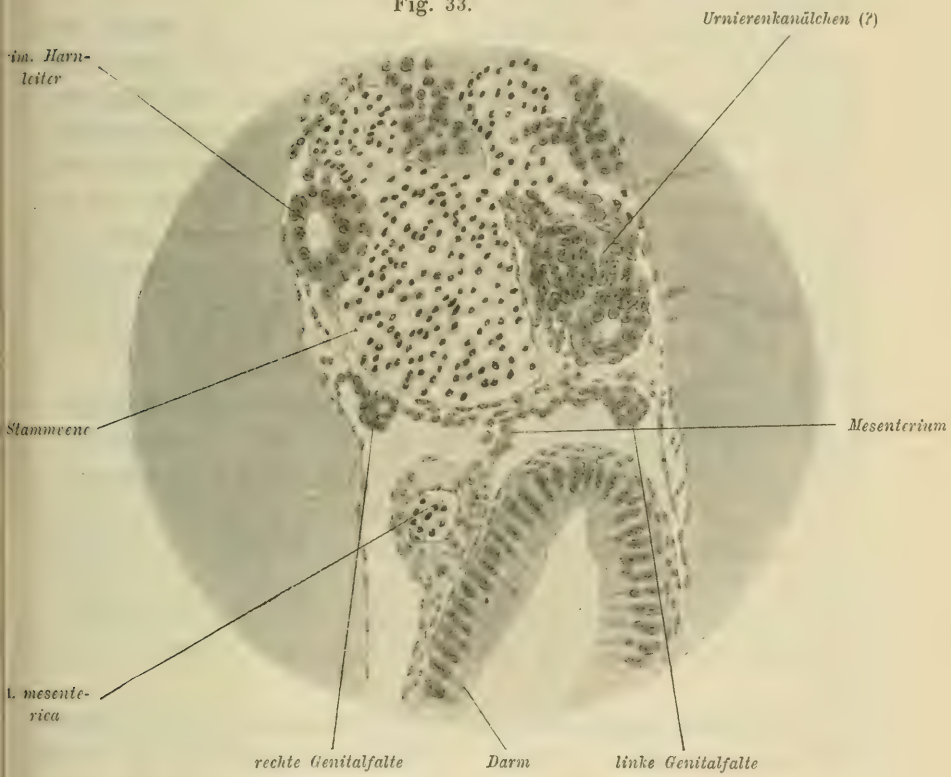
2. Bildung der Genitalfalte.

Der Bildung einer Genitalfalte begegnen wir zuerst bei einem Embryo vom 85. Tage, zu einer Zeit also, wo die Genitalleistenbildung erst im späteren gonalen Abschnitt fertig entwickelt ist. Die Genitalfalte tritt hier im Bereiche des 13. bis 23. Rumpfsegments auf. Sie entwickelt sich aus der Genitalleiste wieder nicht kontinuierlich, sondern diskontinuierlich, so daß wir zunächst von einer einheitlichen Falte nicht sprechen können. Die Falte entsteht aus der Leiste dadurch, daß die bis dahin in der Genitalleiste in geschlossener Masse liegenden Cölomzellen auseinander rücken. Dieses Auseinanderrücken (Fig. 33) aber vollzieht sich in der Weise, daß im Innern der Falte Lücken zwischen den Zellen auftreten und in diesen Lücken eine Flüssigkeit. Diese mit Flüssigkeit erfüllten Lücken liegen an der Basis der Falte und stehen mit einem im retroperitonealen Raume und in der Umgebung der Nieren gelegenen Lückensystem in Verbindung. Eine histologische Struktur läßt sich innerhalb der Lücken noch nicht nachweisen und wenn wir trotzdem von einem Stroma-

kern sprechen, so setzen wir etwas voraus, was erst später eintritt, nämlich die Einwanderung von Bindegewebe und von Gefäßen in dieses Lückensystem.

Bei einem Embryo vom 92. Tage lassen sich in der Bildung der Genitalfalte merkliche Fortschritte konstatieren, indem sich nicht nur im gonalen Abschnitte, sondern auch progonalen und epigonalen

Fig. 33.



Lachsembryo vom 101. Tage nach der Befruchtung. Querschnitt aus dem 21. Rumpfsegment, stellt die erste Entwicklung der Genitalfalte dar. Vergr. 333/1.

eine Falte entwickelt hat. Der gonale Abschnitt beginnt hier mit dem 12. Rumpfsegment und zwar beidseitig auf gleicher Höhe, caudal findet er rechts seinen Abschluß mit dem 25., links mit dem 23. Rumpfsegment. In diesem ganzen Verlauf zeigt die Genitalfalte nirgends Unterbrechung und setzt sich progonal bis zum 10. Rumpfsegment fort, wo sie Leistenform annimmt und mit dem neunten Rumpfsegment endet. Der epigonale Abschnitt verläßt das Keimlager rechts

vom 25. und links vom 23. Rumpfsegment an, ohne bis zum 33. oder 34. Rumpfsegment ihren Faltencharakter einzubüßen. Dann geht die Genitalfalte in die Genitalleiste über und endet im Verlaufe des 35. Segments in einer zum Teil diskontinuierlichen Epithelverdickung. Die Gesamtfalte hat bei diesem Embryo eine Längenausdehnung von 25 Rumpfsegmentbreiten, wovon 4 dem progonalen, 13 rechts und 11 links dem gonalen, 10 rechts und 12 links dem epigonalen Abschnitte zufallen.

Die Insertion der Genitalfalte entspricht bald der Wurzel des Mesenteriums, bald legt sie sich, mehr den primären Harnleitern sich nähernd, der dorsalen Cölomwand an und hält diese Lage bei, solange nicht mechanische Momente zu ihrer Verlagerung führen. Eine solche aber sehen wir bereits schon bei unserm Embryo vom 92. Tage auftreten und zwar bedingt durch das Wachstum und vor allen Dingen durch den Füllungszustand der retroperitoneal gelagerten Schwimmblase im vorderen und durch die ebenfalls retroperitoneal gelagerte Harnblase im hinteren Abschnitt der Leibeshöhle. Da ich später noch eingehender auf diese Verhältnisse zu sprechen komme, mögen vorläufig diese Andeutungen genügen.

Die Längenausdehnung der Genitalfalte, wie wir sie beim Lachsembryo vom 92. Tage festgestellt haben, wird auch bei älteren Individuen, sowohl in ihrem epigonalen als auch ihrem progonalen Abschnitte nur noch um wenige Rumpfsegmentbreiten überschritten (vgl. graphische Tabelle Tab. XIII). Dabei ist festzuhalten, daß nicht nur eine Vergleichung der Längenmaße der Genitalfalten der beiden Körperhälften unter sich, sondern auch eine solche der verschiedenen Abschnitte der Falten von rechts und links sehr differente Werte ergibt.

Vergleichen wir, in Rumpfsegmentbreiten ausgedrückt, die Längenmaße der Genitalfalte in ihren verschiedenen Abschnitten, so haben wir für den gonalen Abschnitt einen Minimalwert von 13, einen Maximalwert von 24 und einen Mittelwert von 18 Ursegmentbreiten; für den progonalen Abschnitt Minimalwert 2, Maximalwert 7, Mittelwert 4,6 Ursegmentbreiten und für den epigonalen Abschnitt einen Minimalwert von 2, einen Maximalwert von 13 und einen Mittelwert von 9 Ursegmentbreiten. Doch dürfte bei letzterem Abschnitt der Minimalwert von 2 Ursegmentbreiten wohl als Zufall anzusehen sein, da sich bei Messungen der Genitalfalte von 8 Embryonen und Fischchen im Alter von 92 bis 199 Tagen folgende Ursegmentbreiten für den epigonalen Abschnitt ergaben: 12 (92. Tag), 10, 11, 2, 4, 13,

13, 10. Als vordere Grenze erreicht die Genitalfalte zweimal (92. und 101. Tag) das 8., viermal (112., 119., 133., 199. Tag) das 6., einmal (185. Tag) das 5. und einmal (154. Tag) das 4. Rumpfsegment; nach hinten erstreckt sie sich einmal (133. Tag) bis zum 33., dreimal (112., 119., 154. Tag) bis zum 35., einmal (92. Tag) bis zum 36., einmal (101. Tag) bis zum 37., einmal (199. Tag) bis zum 39. und einmal (185. Tag) bis zum 40./41. Rumpfsegment.

Die hintere Faltengrenze liegt gewöhnlich cranial vom After, nur einmal (185. Tag) lag sie $^1/_2$ Rumpfsegmentbreite caudal von demselben. Die größte Entfernung der cranial vom After gelegenen Faltengrenze betrug 5 Rumpfsegmente. Die Totallänge der Genitalfalte schwankt somit bei den angeführten Lachsembryonen und Lachsjungen zwischen 27 und 32 Rumpfsegmentbreiten und beträgt im Mittel deren 29.

Was das Höhenwachstum betrifft, so verstehe ich darunter die Entfernung des Faltenfirstes von der Faltenbasis oder Falteninsertion. Das Höhenwachstum schreitet nun sehr langsam vor; die mittlere Höhe des gonalen Abschnittes der Genitalfalte beim Embryo vom 92. Tage betrug 20,8 μ und hat bei einem Embryo von 112 Tagen nur wenige Mikra mehr ergeben. Einige Zahlen mögen die Verhältnisse des Faltenwachstums illustrieren, wobei ich zur Vergleichung Alter des Tieres, Körperlänge und Faltenhöhe nebeneinander stelle.

Tag nach der Befruchtung	Körperlänge	Faltenhöhe
92	13,56 mm	20,8 μ
101	15,18 -	20,6 -
133	20,56 -	48,0 -
154	23,32 -	67,0 u. 73,0 μ
199	19,43 -	62,0 μ

Es geht aus den angegebenen Zahlen hervor, daß weder das Längenwachstum noch das Höhenwachstum der Genitalfalte mit dem Alter des Tieres oder mit seiner Körperlänge in richtigem proportionalem Verhältnisse stehen.

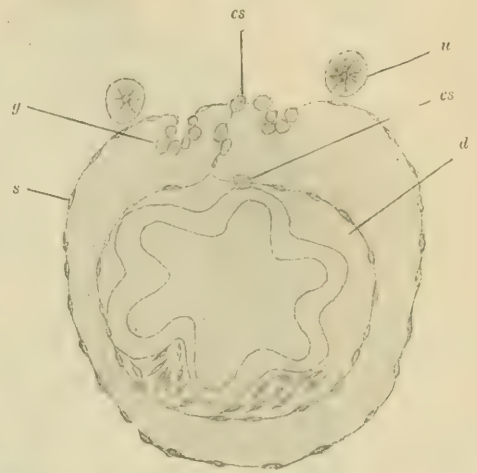
Je mehr die jungen Tiere sich allseitig entwickeln, um so mehr gewinnt auch die Genitalfalte an gleichmäßiger Ausbildung und zwar in allen ihren Abschnitten, so daß wir nur noch in den distalen Endausläufern und auch bei diesen vorzugsweise in den epigonalen, statt einer Falte Epithelverdickungen zu sehen bekommen.

Die Form der Genitalfalte hängt wesentlich von ihrem Gehalt an Zellmaterial und Stroma ab. Sie ist verschieden, je nachdem in ihr nur Cölomzellen und Stroma, oder auch Genitalzellen eingelagert sind. Und besonders macht sich die Einlagerung der letzteren von dem Zeitpunkte an bemerkbar, wo ihre Vermehrung eine rapidere wird. In den früheren Stadien der Entwicklung und besonders dort, wo sich noch keine Genitalzellen oder wenigstens nur in geringer Zahl vorfinden, ist die Form, im Querschnitt betrachtet, eine konische, geht aber, wenn ihr Volumen zunimmt und besonders wenn die Vermehrung der Genitalzellen anschwillt, in die Birn- oder Keulenform über. Da die Genitalzellen schon zu Anfang der Bildung dem Kamme zurücken, so beschränkt sich die Anschwellung derselben auch vorzüglich auf diesen und seine Umgebung und nimmt entsprechend dem Füllungszustande zu. Gegen die Insertionskante zu findet gewöhnlich eine Verjüngung der Falte statt, so daß sie mit der Cölomwand durch eine Art Stiel in Verbindung steht, der von MacLeod nicht unpassend Ligamentum suspensorium genannt wurde. Je mehr die zelligen Gebilde innerhalb der Falte sich vermehren, und je mehr das Stroma zunimmt, um so mehr wächst sie nach Höhe und Dicke aus, um dann, wenn die Genitalzellen sich zu differenzieren beginnen, den Charakter des Eierstockes oder des Hodens anzunehmen.

Die Lage und Stellung der Genitalfalte wird in hohem Grade beeinflußt von der Lage und dem Füllungszustande der benachbarten Organe und zwar kommen hier vorwiegend die retroperitoneal gelagerten, die Schwimmblase und Harnblase in Betracht. Um davon eine Vorstellung zu gewinnen, müssen wir uns vergegenwärtigen, daß die Genitalfalten in ihrem normalen Verhalten zwei an der Wurzel des Mesenteriums oder seitlich davon, gegen die primären Harnleiter hin gelegene, parallel zur Medianlinie verlaufende Cölomwandfalten bilden. Tauchen nun rückwärts vom Cölom Organe auf, so muß das Cölom selbst und daher auch die als Teilstücke desselben aufzufassenden Genitalfalten in entgegengesetzter Richtung verschoben werden und zwar entsprechend der Größenzunahme des betreffenden Organs. Diese Verschiebung kann sich aber in den beiden Leibeshälften verschieden gestalten, je nachdem das betreffende Organ mehr in der einen oder in der andern gelegen ist. Es trifft dies vorzüglich für die Schwimmblase zu, die nicht selten vielleicht bis zu zwei Dritteln ihres Volumens in die linke Bauchhälfte zu liegen kommt. Es wird deshalb durch diese Vis a tergo das Cölom der linken Körperhälfte und die mit derselben in Verbindung stehende

Genitalfalte tiefer in die Leibeshöhle herabgedrängt werden als rechts. Der Grad der Dislokation wird stets von der Größe des retroperitoneal gelagerten Organs resp. seinem Füllungszustande abhängen. Während bei der Schwimmblase die Genitalfalten bald mehr lateral, bald mehr ventral zu ihr zu liegen kommen, in ersterem Falle, wie bereits bemerkt, oft in verschiedener Höhe, ist die Lage zur Harnblase, weil diese durchweg mehr der Mittellinie entspricht, eine gleichmäßigere. Im übrigen legen sich die Genitalfalten der Harnblase in ähnlicher Weise an wie der Schwimmblase. Auch die Richtung und Stellung der Genitalfalte oder des Faltenkammes ist eine in ihrem Verlaufe vielfach wechselnde, und zwar nicht nur bei Vergleichung derselben bei verschiedenen Individuen, sondern auch beim gleichen Individuum selbst. Bald finden wir sie mediolateral, bald dorsoventral, bald ventromedial gestellt, bald ist die eine Falte in der Weise dorsalwärts zurückgeschlagen, daß ihre mediale Fläche lateralwärts, ihre laterale dagegen medialwärts zu liegen kommt, während die der andern Körperhälfte ein normales Verhalten zeigen kann (Fig. 35, Fig. 36 *a*).

Fig. 34.

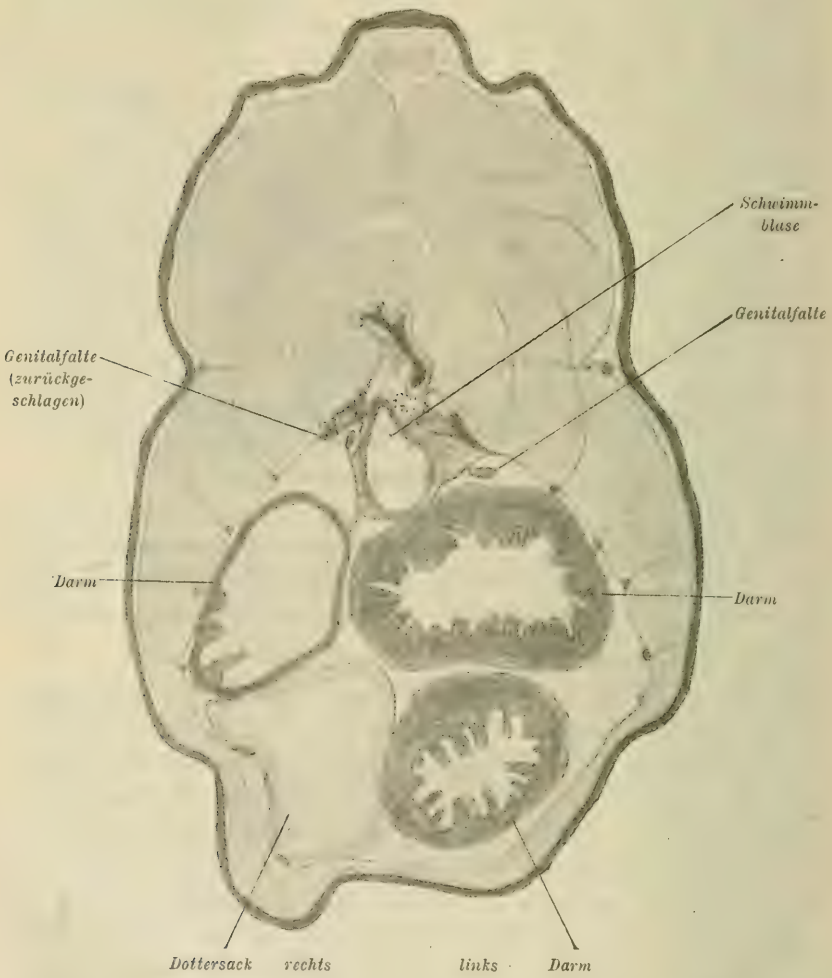


(MacLeod, Fig. 20.) Querschnitt von *Belone acus* (Embryo). *g* Genitalfalte, etwas vorgerückteres Stadium aus Genitalzellen gebildet; dieselben umgeben einen Bindegewebskern. *cs* Genitalzellen, die sich an der Bildung der Genitalfalte nicht beteiligen, *s* Peritonealzellen, *d* Darm, *u* primärer Harnleiter.

In Übereinstimmung mit Nussbaum und Jungersen habe ich die Genitalfalte ebenfalls aus Cölomzellen hervorgehen sehen und befinde mich daher in einem Widerspruch mit der von MacLeod (81) geäußerten Ansicht, nach welcher, gestützt auf Beobachtungen bei *Belone acus* und *Hippocampus*, an der Oberfläche des Peritonealepithels durch eine Gruppe von zwei bis drei Geschlechtszellen ein Vorsprung gebildet werde, der sich bei zunehmendem Alter des Embryos, unter Vermehrung der Zellen, vergrößere und mit seiner peripheren Schicht einen Bindegewebskern umschließe. MacLeod fügt seiner Beschreibung eine Abbildung bei, die uns von dem von

ihm Beobachteten überzeugen soll. Seine Fig. 20, die ich in meiner Fig. 34 als Kopie wiedergebe, läßt allerdings, sowohl rechts wie links, je eine zu einer kleinen Falte angeordnete Gruppe von Zellen

Fig. 35.

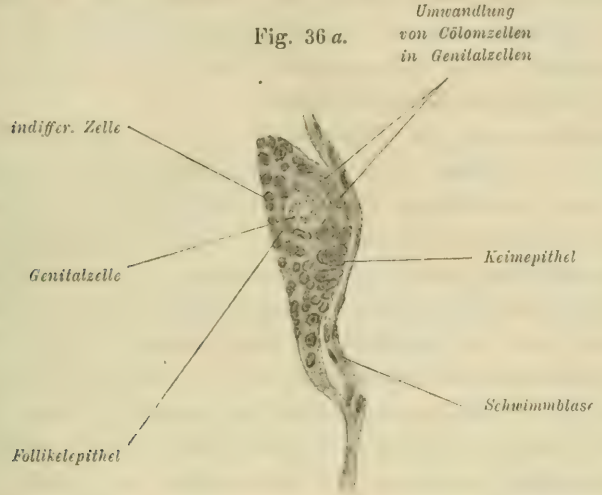


Junger Lachs vom 199. Tage nach der Befruchtung. Querschnitt entspricht dem 13. Rumpfsegment. Übersichtsbild, die rechte Genitalfalte ist dorsalwärts umgeschlagen, laterale Fläche medialwärts, mediale lateralwärts gestellt. Einfluß der Schwimmblase auf die Lage der Genitalfalte ersichtlich. Vergr. 44/1.

erkennen, welche aber nicht einen Bindegewebskern, sondern, wie es scheint, eine Lücke ohne Inhalt, umgeben. Überhaupt kann ich mich kaum des Eindrucks erwehren, daß MacLeod eine Täuschung

passiert sei und daß er Cölomzellen für Genitalzellen angesehen habe, denn weder Aussehen noch Lage seiner in Fig. 20 abgebildeten Zellen

Fig. 36 *a*.



Junger Lachs vom 199. Tage nach der Befruchtung. Querschnitt durch die rechte Genitalfalte, welche dorsalwärts umgeschlagen ist, laterale Fläche medialwärts gegen die Wand der Schwimmblase, mediale lateralwärts gegen die Leibeswand gerichtet. Am lateralen resp. der Schwimmblase zugerichteten Rande sind zwei bereits in Genitalzellen umgewandelte Cölomzellen wahrnehmbar, außerdem palisadenförmig aneinander gereihtes Keimepithel; an der medialen Fläche liegen indifferente Zellen, und in der Falte selbst eine von Follikelepithel umgebene Genitalzelle. Vergr. 427/1.

lassen Genitalzellen erkennen, sondern sie bilden vielmehr eine aus Cölomzellen bestehende Falte.

Histologische Differenzierung der in der Genitalfalte enthaltenen Elemente.

Wir haben bei der Besprechung der Genitalfalte gesehen, daß sich dieselbe aus drei Bestandteilen zusammensetzt, nämlich aus Cölomzellen, Genitalzellen und einer Flüssigkeit, welche sich in dem Lückensystem zwischen Cölomzellen und Genitalzellen vorfindet. Diese Bestandteile unterliegen im Verlaufe der Genitalfaltenausbildung einer Reihe von Differenzierungen und zum Teil auch Ortsveränderungen.

a. Genitalzellen.

Es wurde bereits schon festgestellt, daß die Genitalzellen meist in die Kuppe der Genitalfalte oder deren Nähe zu liegen kommen. Wenn nun, wie wir bei Lachsjungen vom 185. und 199. Tage gesehen haben, eine gewaltige Vermehrung der bis dahin ziemlich

konstanten Zahl der Genitalzellen eintritt, so muß für sie Platz geschaffen werden. Dies geschieht nun in der Weise, daß die Genitalfalte entsprechend der Zunahme der Genitalzellen an Ausdehnung gewinnt, oder auch dadurch, daß die Genitalzellen den inneren Raum der Genitalfalte bis auf wenige zwischen ihnen befindliche Lücken fast vollständig auszufüllen beginnen.

Vergleichen wir die Genitalzellen eines schon weiter vorgeschrittenen mit denen eines früheren Stadiums der Genitalfalte, so fällt uns der reichlichere Chromatingehalt ihrer Kerne auf. Das Chromatin durchsetzt in Form kleiner Körnchen den ganzen Kern, lagert sich indessen doch in seiner Randzone in dichterer Menge an. Die Lagerung der Genitalzellen in den vorgerückteren Entwicklungsstadien der Falte ist verschieden. Bald liegen sie in größerer Anzahl gruppen- oder nesterweise zusammen, bald nur vereinzelt und in diesem Falle meist von Follikelepithel umgeben. Auch die Nester entbehren selten der Follikelepithelbekleidung. Häufig drängen sich die Follikelzellen zwischen die Genitalzellen der Nester ein und bringen bald kleinere Gruppen, bald auch vereinzelte Zellen zur Isolierung.

b. Cölomzellen.

Die Cölomzellen liegen an der medialen oder lateralen Fläche, oder an der Kuppe der Genitalfalte, ein Teil auch in ihrem Innern, was, wenn wir uns die Entwicklung der Genitalfalte aus der Genitalleiste vergegenwärtigen, wohl selbstverständlich erscheinen mag. Aus den Cölomzellen selbst gehen drei verschiedene Zellarten hervor: 1) indifferente Zellen, 2) Follikelzellen, 3) das Keimepithel.

1) Die indifferenten Zellen entstehen teils aus im Innern der Genitalfalte gelagerten Cölomzellen, teils durch Nachschub von Cölomzellen, welche an der Faltenoberfläche gelegen sind. Sie können in diesem Stadium der Indifferenz verharren oder sich auch in Follikelzellen umwandeln. Nie aber entstehen aus ihnen Genitalzellen.

2) Die Follikelzellen differenzieren sich frühzeitig. Schon die ersten in der Seitenplatte auftretenden Genitalzellen üben einen Druck auf die ihnen benachbarten Cölomzellen aus (Fig. 25) und wandeln sie in Gebilde um, die man gut als Follikelzellen ansprechen könnte. Später, wenn das Auftreten der manifesten Leibeshöhle den einzelnen Genitalzellen Platz zur Entfaltung gewährt, verschwinden diese ersten Follikelzellen und kommen erst wieder zum Vorschein, wenn in der Genitalfalte der durch die rapide Vermehrung der

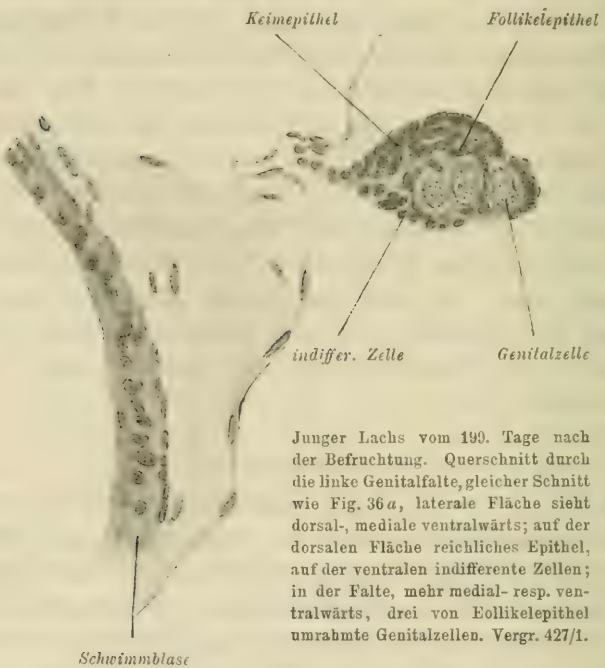
Genitalzellen erzeugte Druck abermals Cölomzellen in Follikelzellen umwandelt. Aus dieser Darstellung geht hervor, daß die Follikelzellen keine histologisch umgewandelten Cölomzellen repräsentieren, sondern nur durch Druck veränderte Zellen. Ihre Kerne verlieren ihre ursprüngliche runde Form, dehnen sich in die Länge und werden oval, oder gewinnen bei noch weiter fortschreitendem Längenwachstum das Aussehen von an den Polen abgerundeten Stäbchen. Ihre Färbbarkeit hat im Vergleiche mit den indifferenten Cölomzellen abgenommen und erscheinen sie daher heller als diese, letzteren Umstand führe ich auf die Verkleinerung des Kernvolumens zurück. Einzelne von ihnen legen sich nach Art des Follikelepithels bei andern Wirbeltieren der Oberfläche der Genitalzellen an, doch stehen sie diesen gegenüber an Zahl noch weit zurück. Erst von der Zeit an, wo die Vermehrung der Genitalzellen anzuschwellen beginnt, müssen auch sie nach unsrer obigen Darstellung häufiger auftreten, das ist der Fall und infolge des vermehrten Druckes bekommen sie noch schärfer den Charakter des Follikelepithels aufgeprägt. Zwar sind die Konturen des Protoplasmas nicht deutlich erkennbar, dagegen sieht man, wie sich die meisten langgestreckten, an den Polen bald abgerundeten, bald spitz auslaufenden Kerne eng an die Genitalzellen oder Genitalzellengruppen anzuschmiegen und anzupassen suchen.

3. Keimepithel.

Vom 185. bis 199. Tage der Entwicklung treten im Oberflächenepithel der Genitalanlage deutliche Unterschiede auf. Die Zellen an der lateralen Seite derselben vergrößern sich und schließen sich an den meisten Stellen zu einem niedrigen Zylinderepithel zusammen, während die Zellen an der medialen Seite sich nicht verändern; ich gebe in Fig. 36 *b* ein Teilstück des in der Fig. 35 ganz gezeichneten Embryos eines Lachses vom 199. Tage wieder. Die Genitalanlage ist bei demselben dorsalwärts umgeschlagen, so daß die ursprünglich dorsal gelegene Anheftungsstelle des Keimdrüsenaufhängebandes ventral und die ursprüngliche ventral frei in die Leibeshöhle vorspringende Kante dorsal zu liegen kommt. Fig. 36 *b* stellt die rechte Genitalanlage links auf Fig. 35 gelegen dar, die linke Seite der Figur entspricht ihrer medialen und die rechte ihrer lateralen Fläche. Man sieht die Vergrößerung und die palisadenförmige Stellung der lateralen Fläche, während die Zellen der medialen Fläche klein und rund geblieben sind. Was aber die Zellen der lateralen Seite von

denen der medialen auszeichnet, ist ihre Fähigkeit, sich in Genitalzellen umzuwandeln. Es gelingt aus allen Serien dieses Zeitabschnittes, Übergänge zwischen einfach vergrößerten Cölomzellen und Genitalzellen aufzufinden. Man findet ovale langgestreckte Zellen, bald schlanker, bald dicker; einzelne nehmen auch ei- oder flaschenähnliche Form an. Im Gegensatze zu den Kernen der benachbarten Zellen zeigen sie einen reichlicheren Gehalt an Chromatin, das in ihrem Innern ziemlich gleichmäßig verteilt ist. Meist finden

Fig. 36 *b*.



Junger Lachs vom 199. Tage nach der Befruchtung. Querschnitt durch die linke Genitalfalte, gleicher Schnitt wie Fig. 36 *a*, laterale Fläche sieht dorsal-, mediale ventralwärts; auf der dorsalen Fläche reichliches Epithel, auf der ventralen indifferente Zellen; in der Falte, mehr medial- resp. ventralwärts, drei von Follikelepithel umrahmte Genitalzellen. Vergr. 427/1.

sie sich in größerer Zahl beisammen. Ihr Auftreten scheint jedoch nur ein ephemeres zu sein und vermochte ich sie in der Genitalfalte eines jungen Lachses vom 227. Tage nicht mehr in der beschriebenen Weise nachzuweisen. In Fig. 36 *a* sind zwei solcher sich zu Genitalzellen umwandelnder Cölomzellen eingezeichnet. Diese Fähigkeit, Genitalzellen zu bilden, verschafft dem Epithel der Genitalanlage der lateralen Fläche mit Recht den Namen eines Keimepithels, denn eine andre Deutung als die einer Übergangsform von Cölomzellen in Genitalzellen vermochte ich diesen Zellen nicht zu geben. Es würde demnach in einem gewissen Zeitpunkte die Vermehrung der Genital-

zellen nicht nur durch Teilung schon vorhandener, sondern auch durch Neubildung aus Keimepithel entstanden sein. Jedoch scheint sich dieser Zufluß aus Keimepithel hervorgegangener Genitalzellen nur auf einen kürzeren Termin zu beschränken, da sich, wie bemerkt,

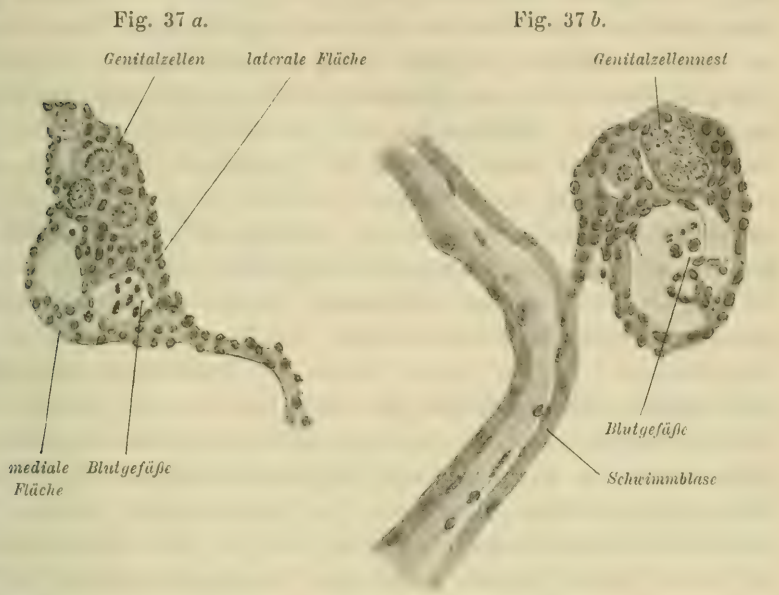


Fig. 37 *a*. Junger Lachs vom 227. Tage nach der Befruchtung. Querschnitt durch die rechte Genitalfalte; Genitalfalte dorsalwärts zurückgeschlagen, der medialen Seite zu haben sich Blutgefäße entwickelt. Vergr. 333/1.

Fig. 37 *b*. Junger Lachs vom 227. Tage nach der Befruchtung. Pendant zu Fig. 37 *a*, die linke Genitalfalte darstellend; der lateralen Seite entsprechend ein Genitalzellennest, der medialen entsprechend Blutgefäße. Vergr. 333/1.

bei einem jungen Lachs vom 227. Tage (s. Fig. 37 *a* und *b*) solche Zwischenformen nicht mehr nachweisen lassen. Diese Beschränkung auf eine so kurze Zeit hat aber nichts so Auffallendes, denn wenn wir die Tabelle über die Zahl der Genitalzellen nachsehen, so finden wir gerade vom 185. und 199. Tage eine rapide Vermehrung derselben eintreten.

c. Stroma.

Wie ich bereits schon angedeutet habe, so findet sich in einem gewissen Stadium der Entwicklung der Genitalfalte ein mit Flüssigkeit gefülltes Lückensystem vor und da diese Flüssigkeit später durch Mesenchym ersetzt wird, haben wir sie bereits als Stroma

bezeichnet. Es wurde auch festgestellt, daß im Innern der Genitalfalte Genitalzellen, Follikelzellen und indifferente Cölomzellen einwandern und daß sich diese zelligen Elemente vermehren. Durch diese Einwanderung und Vermehrung des Zellenmaterials wird aber das Lückensystem fortschreitend bis zur völligen Aufhebung eingeengt und wir bekommen am Ende der Genitalfaltenbildung wieder ein ähnliches Stadium zu sehen, wie bei der Bildung der Genitalleiste; die Genitalfalte ist vollständig solid geworden und besteht nur aus Genitalzellen, Cölomzellen und Abkömmlingen der letzteren. Damit aber ist ein neuer Kern in der Genitalfalte aufgetreten, den wir jetzt unmöglich mehr Stromakern nennen können, weil er ausschließlich epithelialer Abkunft ist. Erst am 227. Tage kommt mit den von der Basis her einwandernden Gefäßen Bindegewebe mit in die Genitalfalte hinein und wird damit wieder ein echter Stromakern geliefert. Durch die einwachsenden Gefäße, welche sich von der Insertionskante bis zur freien Kuppe der Genitalfalte ausbreiten, wird diese in einen medialen und einen lateralen Teil zerlegt. Die zelligen Elemente dieser beiden Teile verteilen sich dann verschieden, denn während in ihrem medialen Teil fast ausschließlich indifferente Cölomzellen auftreten, finden wir im lateralen außer diesen noch Follikelzellen und Genitalzellen (Fig. 37 *a*, *b*). Wir wären somit in der Tat in diesem Stadium berechtigt, von einem medialen oder indifferenten und einem lateralen oder Keimabschnitt der Genitalfalte zu sprechen. Die Art und Weise, wie die Gefäße zwischen die beiden Teile der Genitalfalte eindringen, legt den Gedanken nahe, daß es sich hier um stets getrennte Abschnitte der Genitalfalte handelt und daß die zelligen Elemente der beiden Teile Abkömmlinge sind, die einen von der medialen, die andern von der lateralen Seite der Genitalfalte.

Vergleiche ich zum Schlusse die von mir an der Hand der mitgeteilten Beobachtungen gewonnenen Vorstellungen über die Entwicklung der ersten Genitalanlage mit denen meiner Vorgänger, so befinde ich mich keineswegs überall in Übereinstimmung mit ihnen und sehe ich mich daher veranlaßt, einzelne Punkte spezieller hervorzuheben.

Nussbaum betrachtet bekanntlich die Genitalzellen ab ovo als Zellen sui generis. Obschon ich mich bei meinen Serienuntersuchungen von der Richtigkeit seiner Ansicht nicht zu überzeugen vermochte, so war ich doch ebensowenig imstande, der Ansicht der andern Autoren, die die ersten Genitalzellen als Peritonealzellen

hervorgehen lassen, beizutreten, da mir Übergänge von den einen in die andern nicht zu Gesichte kamen. Ja, die von Nussbaum vertretene Ansicht hat in neuerer und neuester Zeit so sehr an festem Boden gewonnen, daß sie als tatsächlich begründet angesehen werden muß. Dagegen kann ich mich seiner Meinung nicht anschließen, wenn er sagt, daß Genitalzellen stets nur aus Genitalzellen hervorgehen und ebensowenig, wenn er Follikelzellen aus Genitalzellen entstehen läßt. Ich glaube im Vorhergehenden beweiskräftig dargetan zu haben, daß in einem gewissen Entwicklungsstadium der Genitalfalte Zellen auftreten, aus denen unter Teilungsvorgängen Genitalzellen hervorgehen. Dann bezweifle ich auch die Richtigkeit der Nussbaumschen Angabe, daß nämlich Genitalzellen Follikelzellen zu produzieren vermögen, denn es scheint mir doch höchst unwahrscheinlich und ohne absolut sicher nachgewiesenes Analogon, daß aus höher organisierten Zellen Zellen einer niedrigeren Stufe hervorgehen sollten.

Jungersen will, wie Nussbaum, von einem Keimepithel nichts wissen und ich bekomme den Eindruck, daß eben beiden die Übergänge von Cölomepithel in Keimepithel entgangen seien, sonst hätten sie gewiß auch die Umwandlung des letzteren in Genitalzellen beobachten müssen. Jungersen nimmt daher wie Nussbaum an, daß die Genitalzellen stets nur aus Genitalzellen hervorgehen.

Alle die späteren Elemente und Gewebsformationen der Geschlechtsorgane: Eier, Samen, Muskeln, Bindegewebe, Blutgefäße usw. sollen nach ihm aus Geschlechtszellen und Peritonealzellen hervorgehen. Über das »wie« dieser Vorgänge erhalten wir keine Auskunft.

Brock scheidet bei *Conger vulgaris* eine Keimseite mit einem Keimepithel von einer Blutgefäßseite aus und bezeichnet die obere Spitze der Falte als neutrales Gebiet, in welchem Peritonealzellen und Keimzellen kontinuierlich ineinander gehen. Auch mir kommen solche Übergänge nicht ganz unwahrscheinlich vor.

Hoffmann, welcher in der Genitalfalte die Urkeimzellen teils durch Teilung ihresgleichen, teils durch Neubildung von Cölomzellen aus entstehen läßt, will schon früher zwischen dem Peritonealepithel der medialen und dem Keimepithel der lateralen Seite indifferente Zellen beobachtet haben, aus denen das bindegewebige Stroma hervorgehen soll. Doch gibt er diese Ansicht mit Vorbehalt. Die Frage, ob die Follikelzellen aus Bindegewebszellen oder Peritonealzellen hervorgegangen sind, läßt er offen, neigt jedoch zu der letzten

Annahme hin, da Follikelzellen schon zu einer Zeit vorhanden sind, als noch kein bindegewebiges Stroma sich differenziert hatte. Ich stimme hierin mit ihm überein und füge hinzu, daß auch die Follikelzellen wahrscheinlich nur von der lateralen Seite der Genitalanlage, also dem Keimepithel, gebildet werden.

Zusammenfassung.

I. Entwicklung der Leibeshöhle.

1) Die Anlage der Leibeshöhle tritt bei dem Forellenembryo zuerst am 25. Tage nach der Befruchtung auf und beschränkt sich auf eine n der Kopfseitenplatte gelegene, durch Auseinanderweichen der Somatopleura und Splanchnopleura entstandene Spalte.

2) Bei einem einen Tag älteren Forellenembryo zeigt die manifeste Leibeshöhle in craniocaudaler Richtung eine nur unbedeutende Zunahme, während die sich ihr anfügende latente Leibeshöhle bis über die abgrenzbaren Ursegmente hinausreicht.

3) Bei einem Forellenembryo vom 28. Tage hat die Leibeshöhle sowohl in cranialer, als besonders auch in caudaler Richtung wesentlich zugenommen; ihre Entwicklung hängt eng mit derjenigen des Darmes zusammen.

4) Dagegen ist bei einem Forellenembryo vom 38. Tage in dem Längenwachstum ein merklicher Stillstand eingetreten, während ihre Lichtweite, entsprechend der Dotterresorption von seite des Embryos, bedeutend zugenommen hat.

Im Bereiche der Vorniere dieses Embryos läßt sich ein Vorschieben der Splanchnopleura gegen den primären Harnleiter hin nachweisen und wird dadurch der Verdacht erweckt, es möchten die Genitalzellen aus der Splanchnopleura nicht aktiv in die Somatopleura hinüberwandeln, sondern es handle sich vielmehr um einen passiven Vorgang, bei welchem die der Somatopleura anliegenden Genitalzellen mitgeschoben werden.

Außerdem beobachtet man bei diesem Embryo einen Abschnürungsprozeß und ein Vorwachsen von Mesenterialfalten sich vollziehen; der erstere führt zu einer Lostrennung des Darmes vom Dotter und veranlaßt dadurch eine Trennung eines abgeschnürten, intraembryonalen von einem Dottersackabschnitt oder einer intraembryonalen von einer extraembryonalen Leibeshöhle. Die Abschnürung erfolgt in caudocranialer Richtung und verhält sich in den verschiedenen Körperabschnitten verschieden. Durch die Abknickung

der Seitenplatten kommt es zur Bildung zweier Abschnitte derselben, eines dorsoventralen, parallel zum Darme liegenden, und eines mediolateralen, dem Dotter sich anschmiegenden. Vom dorsoventralen Abschnitte gehen dorsal und ventral vom Darme Wucherungen ab, die Mesenterialfalten. Aus diesen anfangs soliden Mesenterialfalten entwickelt sich später durch Auftreten einer Lichtung die definitive Leibeshöhle dieses Abschnittes. Aus dem mediolateralen entsteht durch Auftreten einer Lichtung die Dottersackleibeshöhle.

5) Bei einem Lachsembryo vom 40. Tage nach der Befruchtung ist die Abschnürung cranialwärts vom Schwanze bis zum 20. Rumpfsegment vorgeschritten, Schwanz und Dottersack erhalten ihren eignen ectodermalen Überzug. Vom 20. bis 18. Rumpfsegment trennt sich die Leibeshöhle des Schwanzes vollständig von der Leibeshöhle des Dottersackes los, der Ectodermüberzug bleibt aber beiden gemeinsam. Vom After bis zum 18. Rumpfsegment schwindet die Dottersackleibeshöhle vollständig. Vom 18. bis 14. Rumpfsegment werden Leibeshöhle des Schwanzes und Dottersackleibeshöhle voneinander getrennt, letztere aber bleibt erhalten. Vom 13. Rumpfsegment bis zum vorderen Ende tritt eine Trennung der allgemeinen Leibeshöhle nicht mehr ein, die gesamte Leibeshöhle wird hier zur Leibeshöhle des Rumpfes umgebildet. Später wird auch die Dottersackleibeshöhle im Bereiche des 14. bis 18. Rumpfsegments in die Bildung der Rumpfleibeshöhle miteingezogen, der zusammengefallene Dottersack, vom 18. Rumpfsegment ab, bildet eine zeitlang ein langes mesenteriumartiges Gebilde, durch welches die ventrale Leibeswand an das Ectoderm befestigt wird; noch später aber wird er vollständig resorbiert.

II. Entwicklung der ersten Genitalanlage.

1) Die ersten Genitalzellen fanden sich bei Forellenembryonen nicht vor dem 25. und bei Lachsembryonen nicht vor dem 31. Tage nach der Befruchtung; sie treten sowohl in der Splanchnopleura als auch in der Somatopleura auf, in letzterer allerdings mit der von mir angedeuteten Restriktion (s. S. 518).

2) Die Zahl der Genitalzellen bleibt bis zum 185. Tage nach der Befruchtung eine ziemlich stabile, schwillt dann aber rasch an und am 213. Tage treten sie an manchen Stellen schon derart zusammengedrängt auf, daß sie nicht mehr zu zählen sind.

3) Nach meinen Beobachtungen überschreitet die Keimregion,

d. h. die Region, in welcher Genitalzellen auftreten, cranialwärts nie das neunte und caudalwärts nie das 32. Rumpfsegment.

Die letzten Genitalzellen liegen etwa 6—7 Rumpfsegmentbreiten vor dem After.

III. Entwicklung der Genitalfalte.

1) Die Keimdrüsenanlage durchläuft zwei Stadien, das der Genitalleiste und das der Genitalfalte.

2) Die erste Anlage einer Leistenentwicklung beobachtete ich bei einem Lachsembryo vom 60. Tage nach der Befruchtung; sie tritt zuerst im gonalen Abschnitt der Genitalanlage auf und kommt vom 82. Tage an auch in ihrem progonalen und epigonalen Abschnitte zur Entwicklung.

3) Die Genitalfalte geht aus der Genitalleiste hervor und läßt sich in ihren Anfängen beim Lachs bereits am 85. Tage nach der Befruchtung erkennen; auch sie tritt zuerst im gonalen Abschnitte auf und dehnt sich erst später auf den epigonalen und progonalen fort.

4) Die Genitalfalte überschreitet in ihrem cranialen Teil nie das vierte, in ihrem caudalen nie das 38. Rumpfsegment und reicht somit nie bis zum After.

5) Was die Cölomzellen betrifft, so gehen aus ihnen drei Arten von Zellen hervor: a. indifferente Zellen, b. Follikelzellen, c. Genitalzellen.

Vergleichung der Wachstumsverhältnisse von Leibeshöhle, Niere und Genitalanlage beim Lachs während des indifferenten Stadiums.

Zur übersichtlichen Darstellung dieser Verhältnisse dient die als Anhang beigegebene graphische Tabelle Taf. XIII. An der Hand derselben gewinnen wir eine Übersicht über die Wachstumsverhältnisse der vorgenannten Organe bei einer Gruppe von 22 Lachsembryonen und jungen Lachsen im Alter von 31—199 Tagen.

Von jedem Individuum dieser Gruppe ist ein Einzeltableau eingetragen und am Kopfe eines jeden derselben das Alter und die Körperlänge eingezeichnet. Unter dieser Eintragung folgen nebeneinander drei Rubriken, die mit LH = Leibeshöhle, N = Niere und GA = Genitalanlage vermerkt sind. Die Leibeshöhle, wo sie abgrenzbar, ist doppelt schraffiert, die Niere (Vorniere und bleibende Niere) schwarz, die Genitalanlage in ihrem Genitalzellen tragenden

(gonalen) Abschnitte einfach schraffiert dargestellt; wo aber eine Genitalfalte vorhanden, findet sich der progonale und epigonale Teil derselben wiederum in doppelter, der zwischen Vorniere und bleibender Niere gelegene Abschnitt in einfacher Schraffierung gezeichnet.

In der Genitalanlage ist jeweils die Zahl der Genitalzellen eingetragen und zwar, wie kopfwärts mit *l* und *r* vorgemerkt ist, sowohl diejenigen der rechten, als diejenigen der linken Körperseite. Zur raschen Orientierung sind dann noch rechts und links von der Tabelle die Zahl der Ursegmente, resp. Rumpfsegmente eingetragen und um jeweils das Lageverhältnis des Afters zur Leibeshöhle überblicken zu können, ist dieser in dem entsprechenden Segment mit *o* bezeichnet.

Was die Leibeshöhle anbetrifft, so war sie bei den Lachsembryonen vom 31., 33., 35. und 40. Tage, obschon vorhanden, doch weder cranialwärts, noch caudalwärts genau abzugrenzen und daher weiß gelassen; ist ihre Abgrenzung aber einmal ermöglicht, so beobachten wir, daß sie cranial wie caudal nur geringe Schwankungen zeigt und in ihrer Längenausdehnung kaum zwei bis drei Rumpfsegmentlängen differiert. Die vordere Grenze überschreitet selten das erste, die hintere nie das 40. Ursegment.

Das Wachstum der Vorniere macht vor dem 40. Tage nur bescheidene Fortschritte, indem sie sich nie über mehr als zwei Ursegmente erstreckt, später dagegen gewinnt sie durch Auftreten der Vornierenkammer und des Glomerulus an Ausdehnung. Vom 68. Tage an sehen wir caudalwärts die bleibende Niere auftreten, vorerst noch ohne an den Wachstumsverhältnissen der Niere etwas zu ändern. Ihr Längenwachstum nimmt sukzessive zu und dehnt sie sich anfangs über drei bis vier, dann über sieben und acht und später sogar über 14 und 24 Rumpfsegmente aus. Am 199. Tage nach der Befruchtung, wo sie eine Längenausdehnung von 24 Rumpfsegmenten erreicht hat, ist die Vorniere durch beginnende Obliteration der zuführenden Gefäße bereits auf eine Ursegmentbreite zurückgegangen.

Auf die Wachstumsverhältnisse der Genitalanlage brauche ich hier weiter nicht einzugehen, da dies bereits andernorts geschehen ist.

Benutzte Literatur.

Beard, J., 00. The morphological continuity of the germ-Cells in Raja batis Anatom. Anzeiger. Bd. XVIII. 1900.

Boveri, 92. Über die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und somatischen Zellen bei Ascaris megalocephala. (Vortrag vom 19. Nov. 1892.) Separatabdruck aus dem Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München. Bd. VIII 1892.

Brauer, A., 02. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen. Spengel, Zool. Jahrb. Bd. XVI. Abt. für Morphologie.

Brock, 81. Untersuchungen über die Geschlechtsorgane einiger Muraenoiden Mittheilungen aus der Zool. Station in Neapel. Bd. II. 1881.

Eigenmann, C. H., 96. Sex differention in the viviparous Teleost Cymatogaster. Archiv für Entwickelungsmechanik. Bd. IV. 1896.

Felix, W., 97. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Salmoniden. Merkel-Bonnets Anatomische Hefte. Bd. VIII. 1897.

—— 04. Die Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane. Handbuch der vergleichenden und experiment. Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere von Oskar Hertwig. 18. Lieferung. 1904.

Hoffmann, C. K., 86. Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XLIV. 1886.

Jungersen, H. F. E., 89. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Geschlechtsorgane bei den Knochenfischen. Arbeiten aus dem zootom. Institut in Würzburg von Prof. Semper. Bd. IX. 1889.

MacLeod, J., 81. Recherches sur la structure et le developpement de l'appareil reproducteur femelle de Teléosteens. Arch. de Biol. Bd. I. 1881.

Minot, C. S., 94. Über das Gonotom. Anatom. Anzeiger. 1894.

Nussbaum, M., 79. Über die Homologie der Zeugungsstoffe. Sitzungsberichte der Niederrhein. Gesellschaft in Bonn. 17. März 1879.

—— 80. Zur Differenzierung des Geschlechtes im Thierreich. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XVIII. 1880.

—— 85. Sitzungsberichte der Niederrhein. Gesellschaft, med. Sektion. 18. Mai 1885.

—— 02. Über Kern- und Zellteilung. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XLIX. 4. Heft. S. 647. 1902.

Rückert, 88 a. Über die Entstehung der Exkretionsorgane bei den Selachiern. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1888.

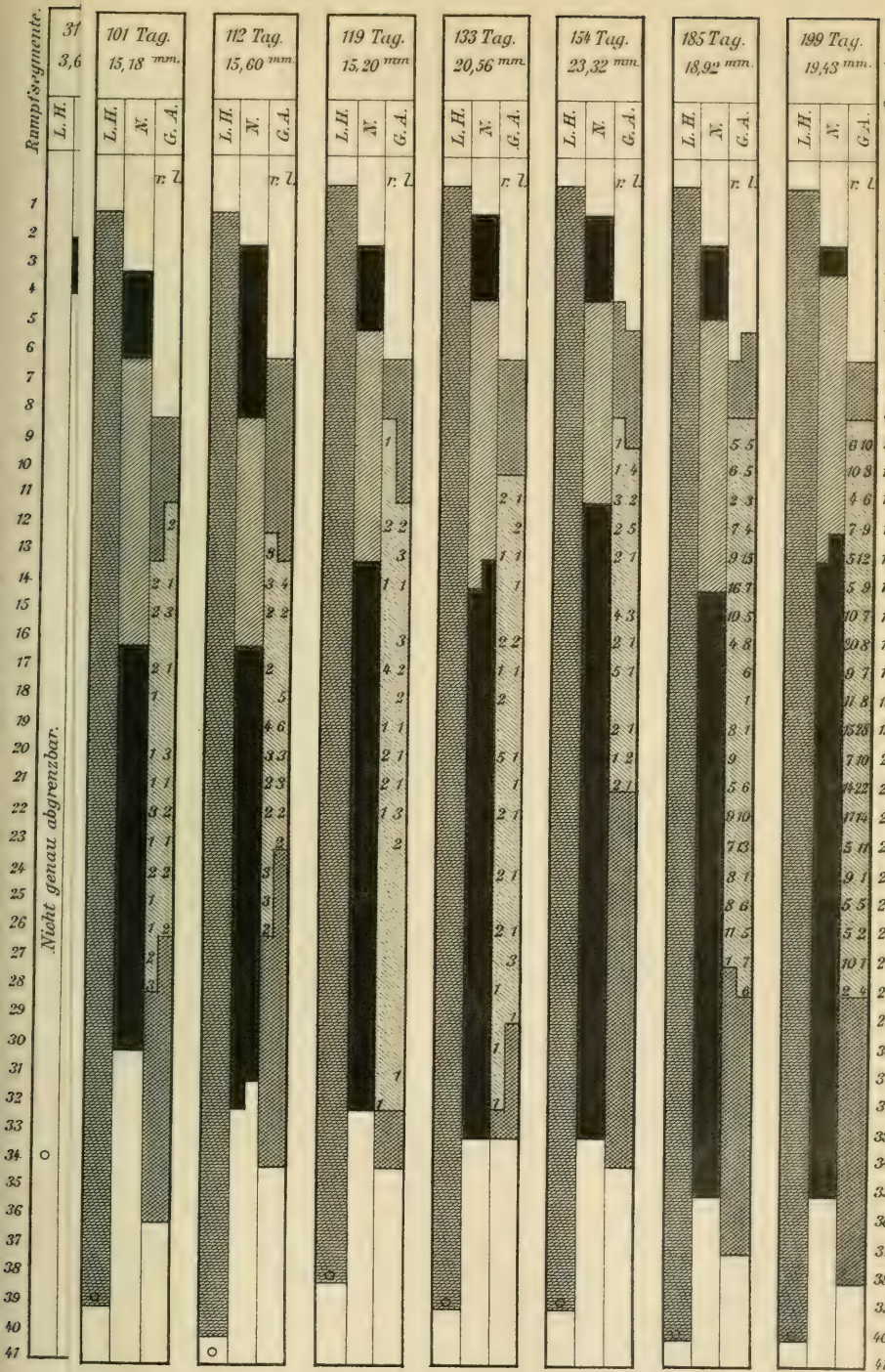
Semper, 75. Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere. Arbeiten des zool.-zoot. Instituts in Würzburg. II. 1875.

Waldeyer, 70. Eierstock und Ei. Leipzig 1870.

Wheeler, W. M., 99. The development of the urogenital organs of the Lamprey. Zoolog. Jahrb. Abteilung für Anatomie und Ontologie der Tiere. Bd. XIII. 1899.

Woods, F. A., 02. Origin migration of the germ cells in Acanthias. Americ. Journ. VI. S. 307—320.

ıge im indifferenten Stadium.



Lith. Anst. Julius Klinkhardt Leipzig

Graphische Tabelle der Wachstumsverhältnisse der Leibeshöhle, Niere u. Genitalanlage im indifferenten Stadium.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

Über einige Muskelvarietäten,

den Pectoralis major, Latissimus dorsi und Achselbogen betreffend.

Von

Dr. Böse.

(*Aus dem anatomischen Institut Marburg.*)

Mit 11 Figuren im Text.

Im Winter 1903—04 kamen einige Muskelvarietäten im anatomischen Institute zu Marburg zur Beobachtung, die im folgenden kurz beschrieben werden sollen. Es handelt sich in allen Fällen um ältere, männliche Individuen, ausgenommen Fig. 10.

Fall I.

Fig. 1 und 2 linke Seite; Fig. 3 rechte Seite.

Beim Abheben des linken Armes zeigte sich bereits vor der Präparation die vordere Wand der Achselhöhle in der Weise verbreitert, daß der Winkel zwischen Arm und Körper »schwimmhautartig« weiter als gewöhnlich ausgefüllt erschien.

Als Ursache dieser Verbreiterung stellte sich bei der Präparation folgendes ungewöhnliche Verhalten des M. pectoralis major heraus:

Der Muskel, welcher in seinem Ursprunge nichts Besonderes bot, inserierte mit seiner Hauptmasse an der Spina tuberculi majoris humeri, außerdem ging ein Teil in die Fascie des Oberarmes über; eine weitere, ziemlich starke Portion dagegen hob sich in dem Verlaufe des Muskels vor der Achselhöhle aus dem freien Rande, sowie von der Hinterfläche ab in Form von zwei Platten (Fig. 1 *a* und *b*),

welche eine Verbreiterung des Muskels bis gegen die Mitte des Oberarmes bedingten; dabei überlagerten sich diese Platten derart, daß die weiter nach abwärts ziehende zum Teil unter der höher oben inserierenden gelegen war; diese wurde ihrerseits wieder von der Hauptmasse des Muskels zum Teil bedeckt.

Dieser Verbreiterung des Muskels diente zum Ansatze ein Sehnenbogen, welcher hinter der Insertion der eigentlichen Endsehne von der Spina tuberculi majoris humeri ausging, den M. biceps in einem kurzen Bogen überbrückte und dann geradlinig zum Epicondylus medialis humeri verlief (Fig. 1 *c*).

Fig. 1.

Mensch. Pectoralis-Varietät. Ansicht schräg von vorn bei gehobenem Arm. Linke Seite. Photographie.

Die Befestigung der Muskelsubstanz reichte an diesem Sehnenbogen bis etwa zur Mitte des geradlinigen Verlaufes nach abwärts. Das untere Drittel des Sehnenstranges diente einem Teile des Caput mediale m. tricipitis zum Ursprunge.

Neben dieser Anomalie des M. pectoralis major fand sich an der gleichen Seite ein ziemlich stark entwickelter, muskulöser Achselbogen (Fig. 2 *d*). Derselbe ging vom Rande des M. latissimus dorsi aus, verlief hinter der Verbreiterung des M. pectoralis major über die Gefäß- und Nervenstämme der Achselhöhle hinweg und befestigte sich an dem erwähnten Sehnenstrange vom Anfange seines gerad-

linigen Verlaufes ab bis etwas unter die untere Ansatzstelle der Muskelsubstanz des M. pectoralis major nach abwärts mit oben ganz kurzen, nach abwärts zu immer länger werdenden Sehnenfäden. (Das letzte Ende des Achselbogens ist in Fig. 2 nicht zu sehen.)

In seinem Verlaufe enthielt dieser Achselbogen nahe am M. latissimus dorsi ein sehniges Zwischenstück.

Die Lage der Gefäße und Nerven zu den beschriebenen Gebilden war folgende: Die Nn. musculo-cutaneus und medianus, sowie die A. brachialis mit ihren Begleitvenen verliefen mit dem M. biceps

Fig. 2.

Mensch. Pectoralis-Varietät und Achselbogen. Dasselbe Objekt wie Fig. 1. M. pectoralis major in die Höhe gehoben. Photographie.

unter dem Sehnenbogen hindurch, der N. cutaneus antebrachii medialis und die V. basilica gingen durch einen Schlitz in dem unteren Teile des Sehnenstranges, der N. ulnaris lag in seinem ganzen Verlaufe hinter diesem.

An der rechten Seite derselben Leiche fand sich beim Abheben des Armes die gleiche Verbreiterung der vorderen Wand der Achselhöhle, der ein analoges Verhalten des M. pectoralis major zugrunde lag.

Auch hier zeigte der Muskel in Ursprung und Verlauf bis zur Abhebung vom Thorax keine Besonderheiten. Dagegen trennten sich im weiteren Verlaufe wiederum zwei Portionen von dem Rande und der Hinterfläche des Muskels ab, aber im Gegensatze zu dem Befunde an der linken Seite nur die obere in Form einer Muskel-

platte (Fig. 3 *a*), die untere in Form eines mehr rundlichen Muskelbündels (Fig. 3 *b*).

Beide Portionen inserierten an einem Sehnenstrange, welcher dem der linken Seite völlig glich bis auf den Schlitz für die V. basilica und den N. antebrachii medialis, der ihm fehlte.

Der Ansatz der oberen, plattenförmigen Portion, welche bis zu ihrem Ende zum Teil von der Hauptmasse des Muskels überdeckt war, erfolgte sehnig an der Strecke des bogenförmigen Verlaufes des Sehnenstranges über den M. biceps; das tiefere, bündelförmige

Fig. 3.

Mensch. Pectoralis-Varietät. Dasselbe Objekt wie Fig. 1 und 2. Rechte Seite. Photographie.

Stück, nur in seinem Anfangsteile verdeckt, im weiteren Verlaufe frei, heftete sich an der Mitte des geradlinigen Verlaufes des Sehnenstranges an.

Ein Achselbogen war nicht vorhanden.

Die Lage der Gefäße und Nerven war die gleiche wie links, nur kreuzten der N. cutaneus antebrachii medialis und die V. basilica den Sehnenstrang, oberflächlicher als dieser gelegen, in der Höhe des unteren Ansatzpunktes der bündelförmigen Muskelportion.

Ein vom M. triceps ausgehendes kleines Muskelbündel strahlte, sehr bald sehnig werdend, in die Sehne des M. latissimus dorsi aus.

Fall II.

Ein dem vorigen völlig gleicher, bogenförmig den M. biceps überbrückender und von da geradlinig zum Epicondylus medialis humeri verlaufender Sehnenstrang fand sich auch an der rechten Seite einer andern Leiche vor, ohne daß jedoch eine Verbreiterung des M. pectoralis major und ein Ansatz von Teilen des Muskels an diesem Sehnenstrange oder ein Achselbogen vorhanden gewesen wäre.

Die folgenden Beobachtungen betreffen das Verhalten des Achselbogens.

Fall III.

(Fig. 4 und 5.)

An der rechten Seite einer Leiche erreichte der verbreiterte freie Rand des M. latissimus dorsi nicht nur die gewöhnliche Inser-

Fig. 4.

Fig. 5.

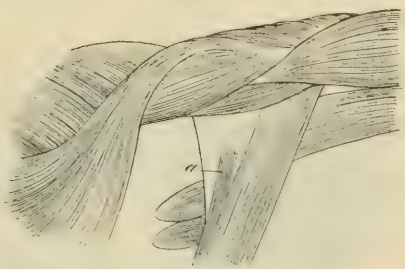


Fig. 4. Mensch. Achselbogen. Rechte Seite. Ansicht wie Fig. 1—3. Photographie.
Fig. 5. Mensch. Achselbogen. Linke Seite. Dasselbe Objekt wie Fig. 4. Schematische Darstellung.

tion dieses Muskels an der Spina tuberculi minoris humeri, sondern heftete sich außerdem an einen dünnen, aber deutlich erkennbaren

Sehnenbogen an, welcher von dem Anfange der Sehne des Muskels ausging, gegen den Oberarm zu verlief und in dessen Fascie, sowie in die der Achselhöhle und an die Rückseite des M. pectoralis major ausstrahlte (Fig. 4 *b*).

Die Breite des an diesem Sehnenbogen inserierenden Randteiles des M. latissimus dorsi (Fig. 4 *a*) betrug etwa 2 cm. Außerdem endigten noch einzelne von dem Rande ausgehende Fasern in der Fascie des M. serratus anterior.

Ferner bestand eine sehnige Ausstrahlung vom Caput longum m. tricipitis aus in die Sehne des M. latissimus dorsi.

An der linken Seite derselben Leiche ging aus dem Randteile des M. latissimus dorsi ein Muskelbündel hervor, welches in einzelne Fasern aufgelöst, in der Fascie der Achselhöhle endete; ein Sehnenbogen war hier nicht vorhanden (Fig. 5 *a*).

Fall IV.

(Fig. 6 und 7.)

Auf der rechten Seite einer andern Leiche saß an der Stelle, wo der M. latissimus dorsi sehnig wird, an dessen freiem Rande, zum Teil an der Sehne, zum Teil am Muskel ein etwa 4 cm langes,

Fig. 6.

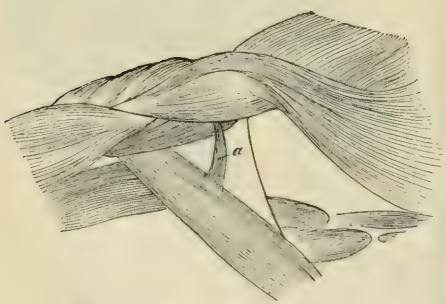


Fig. 7.

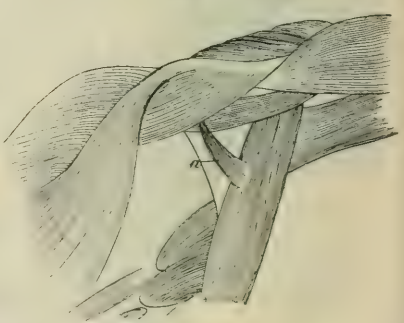


Fig. 6. Mensch. Achselbogen. Rechte Seite. Ansicht schräg von vorn. Schematisch.
Fig. 7. Mensch. Achselbogen. Linke Seite. Dasselbe Objekt wie Fig. 6. Schematisch.

9 mm breites, 3 mm dickes Muskelbündel mit kurzen Sehnenfäden an. Dasselbe verlief bei erhobenem Arme fast geradlinig über die Gefäß- und Nervenstämme der Achselhöhle hinweg (Fig. 6 *a*).

Die Faserrichtung dieses Muskelbündels kreuzte die des M. latissimus dorsi.

Gegen den Oberarm zu wurde das Bündel sehnig und befestigte sich in der Fascie über dem kurzen Kopfe des M. biceps. Die Fascie des Oberarmes wurde außerdem noch verstärkt durch Ausstrahlungen der Mm. pectoralis major und minor.

Auf der linken Seite derselben Leiche ging von der Fascie des Oberarmes ein zunächst sehniger, sehr bald muskulös werdender Achselbogen aus, der ungefähr die gleichen Maße zeigte wie der rechte (Fig. 7 *a*).

Der Verlauf dieses Muskels war so, daß er bei erhobenem Arme bogenförmig die Gefäß- und Nervenstämme überbrückte, über den Rand des M. latissimus dorsi hinweg zog, dessen Faserrichtung kreuzend, und auf der Rückseite dieses Muskels, an der Stelle seines Überganges in die Endsehne, nicht weit vom Rande, mit kurzen Sehnenfäden sich anheftete.

Auf beiden Seiten bestand eine sehnige Verbindung zwischen den Mm. triceps und latissimus dorsi.

Fall V.

(Fig. 8 und 9.)

An einer andern Leiche ging von der Fascie des rechten Oberarmes ein Sehnenstrang aus, der sich nach etwa 4 cm langem Verlaufe teilte (Fig. 8 *a*).

Fig. 8.

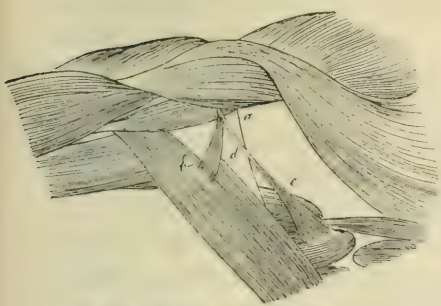


Fig. 9.

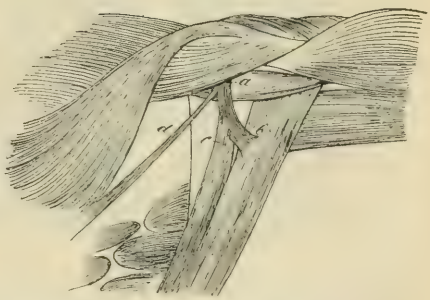


Fig. 8. Mensch. Achselbogen. Rechte Seite. Ansicht schräg von vorn. Schematisch.
Fig. 9. Mensch. Achselbogen. Linke Seite. Dasselbe Objekt wie Fig. 8. Schematisch.

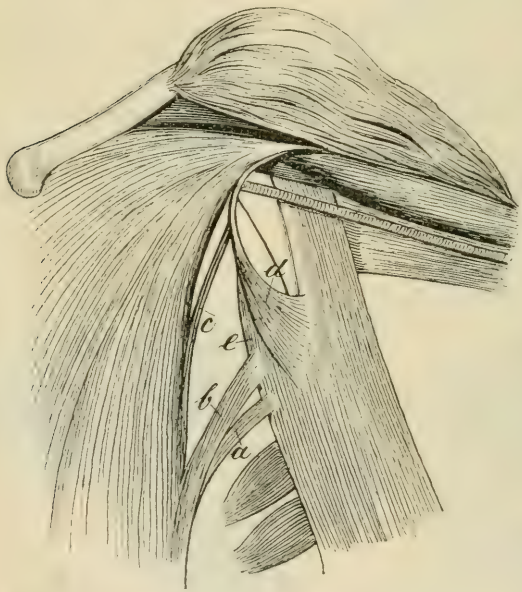
Ein Teil, der kürzere, wurde bald muskulös, begab sich als Achselbogen zum M. latissimus dorsi, dessen Faserrichtung kreuzend, und heftete sich an der Rückseite desselben nahe dem Rande mit kurzen Sehnenfäden an (Fig. 8 *b*).

Der andre, längere Teil verlief noch eine Strecke weit sehnig auf der Fascie des M. serratus anterior dem Rande des M. latissimus dorsi parallel nach abwärts, wurde dann muskulös und endete, fächerförmig in einzelne Fasern aufgelöst, in der Fascie des M. serratus anterior (Fig. 8 *c*).

Außerdem ging die vordere Randpartie des M. latissimus dorsi in einer Breite von 2 cm nicht in die Endsehne über, sondern befestigte sich an dem unteren Rande des Achselbogens (Fig. 8 *d*).

Auf der linken Seite derselben Leiche spaltete sich vom Rande der Pars abdominalis des M. pectoralis major ein Teil ab (Fig. 9 *d*), verlief unter der Hauptmasse des Muskels aufwärts und vereinigte sich in der Nähe des Oberarmes mit einem Muskelbündel, welches sich vom Rande des M. latissimus dorsi abgelöst hatte (Fig. 9 *c*).

Fig. 10.



Kind. Achselbogen. Linke Seite. Ansicht schräg von vorn. Schematisch.

Dazu gesellte sich noch ein drittes Muskelbündel (Fig. 9 *b*). Dieses entsprang mit kurzen Sehnenfäden auf der Rückseite des M. latissimus dorsi nahe dem Rande, zog, dessen Faserrichtung kreuzend, über den Rand hinweg und verlief, teils bogenförmig dem aus dem M. latissimus dorsi abgespaltenen Bündel aufgelagert, teils verflocht es sich mit demselben.

An Fig. 9 reiht sich in guter Übereinstimmung Fig. 10 an; dieselbe gibt den Befund der Leiche eines Kindes wieder, an der beide Seiten wesentlich gleiche Verhältnisse aufweisen.

Von der Abdominalportion des M. pectoralis major lösen sich drei Bündel ab, von denen die beiden unteren, *a* und *b*, auf die Kante des Latissimus ausstrahlen, während das oberste, *c*, in einen

Achselbogen eingeht; mit ihm steht in Verbindung ein von der Rückfläche des Latissimus sehnig entspringendes Bündel *d*, und außerdem setzt sich der nach vorn verbreiterte Latissimus selbst, *e*, in den Achselbogen fort, der sich im weiteren Verlaufe der Arminsertion des M. pectoralis major anschließt, die Gefäße und Nerven überbrückend. (In der Fig. 10 ist nur die Arterie angegeben.)

Zu diesen Befunden sei folgendes bemerkt:

I.

Was zunächst die unter Fall I beschriebene Verbreiterung des M. pectoralis major angeht, so hat Henle (1. B. I. S. 89) über folgende ähnliche Fälle berichtet: »Von der unteren Spitze der Armbeininsertion geht ein sehniges, zuweilen eine Strecke weit muskulöses Bündel ab und verbindet sich mit dem Lig. intermusculare mediale (M. chondro-fascialis Macalister) oder mit dem kurzen Kopf des M. biceps, oder es befestigt sich an den medialen Epicondylus (M. chondro-epitrochlearis Duvernoy). Gruber (Neue Anomalien. S. 31) sah es in drei Zipfel gespalten, von welchen einer über die Armgefäße und Nerven weg an den medialen Epicondylus verlief. In einem von Macalister beobachteten Falle entsprang es von der Clavicularportion des M. pectoralis major; in einem von Cruveilhier (S. 149) beschriebenen erhielt es einen kleinen Muskelbauch aus dem Lig. intermusc. mediale.

Dieselben Befunde erwähnen auch Krause (2), Bardeleben (3), Testut (4) u. a.

Testut (4, S. 19) berichtet außerdem noch über einige, dem Fall I mehr entsprechende Fälle, und auch der von Tobler (5) beschriebene und in Fig. 24 abgebildete Befund gehört hierher, nur scheint mir die Verbreiterung bei weitem nicht so hochgradig zu sein.

Ohne auf die vergleichende Anatomie hier genauer eingehen zu wollen, möchte ich erwähnen, daß diese Verbreiterung hinweist auf eine beim Menschen stattgehabte Veränderung des bei Tieren bis zum Epicondylus medialis abwärts reichenden M. pectoralis major, welche mit der freieren Beweglichkeit der oberen Extremität des Menschen, namentlich mit der Abhebung des Oberarmes vom Körper in Zusammenhang steht.

Der letzte Rest des ursprünglichen Zustandes dürfte wohl in dem Lig. intermusculare mediale erhalten sein, dessen proximaler Teil nach Aufhören der Verbindung mit dem M. pectoralis major

mehr und mehr verloren gegangen ist, während der distale den Beziehungen zum M. triceps seine Erhaltung verdankt.

Der in Fall II erwähnte Sehnenstrang ohne Anheftung des M. pectoralis major, welcher nach Tobler (5, S. 199) hier und da beobachtet wird, wäre dann als eine Zwischenstufe in dieser Entwicklung von Bedeutung.

Daß dieser als Lig. intermusculare aufzufassende Sehnenstrang, wie Fall I Fig. 2 zeigt, auch dem Achselbogen zum Ansatze dienen kann, hat bereits Tobler in seiner Arbeit in Fig. 24 dargestellt.

II.

In der zweiten Reihe von Beobachtungen finden sich einige, welche die kürzlich von Tobler wieder aufgenommene und durch wertvolle, vergleichende Untersuchungen sehr ausführlich begründete Absicht stützen können, daß der Achselbogen, welcher beim Menschen nicht so gar selten vorkommt, ein Rest der Hautmuskelplatte der Säugetiere sei; auch Gehry (6) bringt hierfür neue Belege.

Namentlich sei in dieser Beziehung auf jene einfachen Befunde in Fall IV, Fig. 6 und 7 hingewiesen, die sich übrigens so ziemlich mit dem bei Tobler auf Fig. 19 abgebildeten decken.

Daß diese dem M. latissimus dorsi auf- oder angelagerten Muskelzüge mit der den Muskel kreuzenden Faserrichtung etwas ihm ursprünglich Fremdes darstellen, leuchtet ein, zumal wenn diese Muskelzüge, wie in Fig. 8, mit solchen in Verbindung stehen, welche der Fascie des M. serratus anterior aufgelagert, den Resten des Hautmuskels entsprechen, wie sie Tobler (5, Fig. 17) beim Gorilla gefunden hat.

Anderseits scheint mir jedoch diese Erklärung des Achselbogens nicht für alle Fälle zuzutreffen.

Einen völlig ausgebildeten Achselbogen, besonders wenn er durch eine funktionelle Hypertrophie im Sinne Toblers eine verhältnismäßig bedeutende Stärke erlangt hat (vgl. Fig. 2 *a*), kann man nicht richtig auffassen, ohne primitivere Verhältnisse zur Deutung heranzuziehen, und da wird es wohl im einzelnen Falle von dem Beobachtungsmaterial abhängen, wie diese Deutung ausfällt.

Da nun bei den neueren Untersuchungen stets so sehr die muskulöse Natur des Achselbogens betont wird, wie Tobler S. 454 ausführt, so erscheint es wohl erklärlich, daß nach Toblers Untersuchungen die Abstammung des Achselbogens von dem Hautmuskel in den Vordergrund gestellt wird.

Nimmt man dagegen den sehnigen Achselbogen, wie ihn Langer zuerst beschrieben hat, zum Ausgangspunkte, ohne der Beschreibung einen präparatorischen Irrtum unterzulegen — wie Elsässer geneigt ist, vgl. Tobler, S. 455 —, und zieht man zur Erklärung die gleichfalls sehr einfach gelagerten Verhältnisse heran, die in Fall III, Fig. 4 und 5 beschrieben worden sind, so kann man darin sehr wohl eine Stütze für die ältere Anschauung sehen, daß der Achselbogen den Rest einer Verbindung der Mm. pectoralis major und latissimus dorsi darstelle.

Denn die Ausstrahlung des M. latissimus dorsi in die Fascie der Achselhöhle auf der linken Seite (vgl. Fig. 5) wird wohl niemand als Überrest des Hautmuskels ansprechen wollen, zumal nach Toblers Untersuchungen der Panniculus carnosus stets vom Pectoralis, nie vom Latissimus ausgeht.

Von da bis zur Anheftung an den Sehnenbogen der rechten Seite (Fig. 4) ist nur ein Schritt; und solche Fälle muß Hyrtl mehrfach gesehen haben, wenn er sagt, daß sich normaliter ein Teil der Costalursprünge des M. latissimus dorsi an den sehnigen Achselbogen Langers anhefte (vgl. Tobler, S. 455). Dabei sei ausdrücklich betont, daß dieser Sehnenbogen kein präparatorisches Kunstprodukt ist.

Wenn ich jetzt weiter gehe und sage: auch jene Abspaltungen vom Rande des M. latissimus dorsi, welche ohne Vermittlung des Sehnenbogens direkt in die Fascie des Oberarmes übergehen, sind wenigstens zum Teil Reste einer früheren Ausbreitung des M. latissimus dorsi in das Pectoralgebiet, so möchte ich das folgendermaßen begründen:

Tobler hat auf Grund seiner vergleichenden Untersuchungen festgestellt, daß »der Latissimus dorsi für den Hautmuskel nichts weiter als die Unterlage sei, auf der er sich ausbreitet, funktionell und anatomisch von ihm ganz unabhängig«.

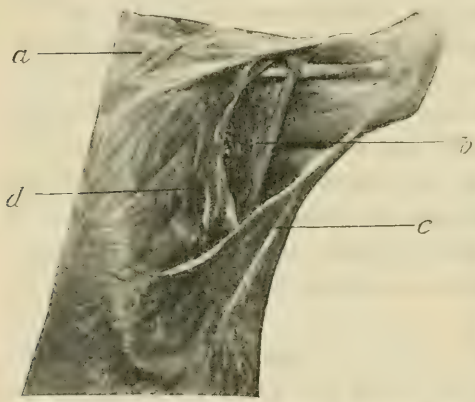
Der Panniculus carnosus geht also nie vom M. latissimus dorsi aus, deshalb muß Tobler, der den Achselbogen in allen Fällen auf den Hautmuskel zurückführen will, auch die aus dem Rande des M. latissimus dorsi mit einer diesem Muskel gleichen Faserrichtung hervorgehenden Formen als Anlagerung von Hautmuskelteilen erklären, und er stützt seine Ansicht auf den in diesen Fällen häufigen Befund einer Zwischensehne.

Diese Zwischensehne findet allerdings in der Annahme einer Anlagerung von Hautmuskelteilen ihre Erklärung, dagegen wird der Anteil des M. latissimus dorsi an der Bildung dieser Formen des

Achselbogens nicht hinreichend gewürdigt: Denn die Zwischensehne ist durchaus nicht regelmäßig, häufig auch nur in einem Teile des Achselbogens vorhanden, und diese Beobachtung muß meines Erachtens dazu führen, dem M. latissimus dorsi eine aktive Beteiligung an dem Zustandekommen des Achselbogens zuzuschreiben, mit andern Worten, man muß die aus dem M. latissimus dorsi direkt, ohne Zwischensehne hervorgehenden Formen als ursprünglich diesem Muskel eigen, als der tiefen Muskelschicht angehörig ansehen, wie bereits Princeteau nach Toblers Angabe (S. 457) auf Grund einer stattlichen Anzahl von genau beobachteten Achselbogenbefunden getan hat.

Nach eignen Befunden am Meerschweinchen, deren einer in Fig. 11 abgebildet ist, muß ich gleichfalls diese Ansicht vertreten, denn der aus dem Rande des M. latissimus dorsi abgespaltene Achselbogen war stets von einem Hautmuskel mit stark entwickeltem dorsalen und ventralen Teile bedeckt, so daß man deutlich zwei Schichten unterscheiden konnte. In der Figur sieht man mit voller Deutlichkeit außer der direkten Abspaltung des Latissimus zur Bildung eines das Gefäß-Nervenbündel überschreitenden Achselbogens (*b*) die beiden Teile des Hautmuskels zum Arm ziehen; der ventrale Teil reiht sich dabei innig dem Pectoralis major an und geht als Achselbogen in dessen Insertion. Ähnliches Verhalten konnte ich bei einem Hunde und mehreren Kaninchen finden, nur daß bei diesen Tieren die Verbreiterung des M. latissimus dorsi die Form zeigte, wie sie Fig. 4 vom Menschen wiedergibt; darüber lag gleichfalls eine deutliche Hautmuskelschicht.

Fig. 11.



Meerschweinchen. Achselbogen. Ansicht schräg von vorn. Photographie. *a* Pectoralis major, *b* Latissimus dorsi, *c* dorsaler Teil des Panniculus carnosus, *d* dessen ventraler Teil.

Also auch in diesen Fällen von unzweifelhaft primitivem Verhalten diente der M. latissimus dorsi, hier aber samt seinem verbreiterten Rande, dem Hautmuskel lediglich als Unterlage.

Damit ist der in topographischer Hinsicht einheitliche Achsel-

bogen auf zwei verschiedene Grundformen zurückgeführt, eine, die ihn als Rest des Panniculus carnosus und eine andre, die ihn als Rest einer früheren Ausbreitung des M. latissimus dorsi in das Pectoralis-Gebiet erscheinen läßt.

Mit Hilfe dieser beiden Grundformen lassen sich zwanglos die kompliziertesten Verhältnisse erklären: Entweder kann jede Form für sich bestehen, oder es können beide nebeneinander vorkommen, oder sie können sich beide zur Bildung des Achselbogens vereinigen.

Fälle der letzten Art liegen z. B. dann vor, wenn der Achselbogen teilweise durch ein sehniges Zwischenstück unterbrochen ist, wobei gelegentlich die Verschiedenartigkeit beider Achselbogenkomponenten durch verschiedene Insertion sich kundgibt (vgl. Tobler, Fig. 21), oder auch dann, wenn beide Teile zwar gemeinsam inserieren, ihre Verschiedenartigkeit aber an dem verschiedenen Ursprunge und der Durchflechtung der Fasern vor der Insertion erkennbar bleibt (vgl. diese Arbeit Fall V, linke Seite, Fig. 9 und 10).

Am meisten sind die primitiven Formen dann verwischt, wenn eine Zwischensehne die ganze Breite des Achselbogens einnimmt, d. h. eine vollständige Verschmelzung beider Komponenten stattgefunden und das Ganze durch funktionelle Ausbildung eine besondere Stärke erlangt hat.

Es ist Toblers Verdienst, die funktionelle Inanspruchnahme zur Erklärung der progressiven Metamorphose des in den Achselbogen einbezogenen Hautmuskels herangezogen zu haben, und die Art der Funktion, welche zu dieser Inanspruchnahme führt, ist leicht verständlich, wenn man die aus dem M. latissimus dorsi direkt ohne Zwischensehne hervorgehende Randpartie — und die Verbreiterung des Muskels überhaupt — als den Rest einer ursprünglichen Ausbreitung desselben in das Pectoralis-Gebiet ansieht.

Ebenso möchte ich auch die Muskelzüge, welche aus der Abdominalportion des M. pectoralis major in den Achselbogen gelegentlich übergehen, der tieferen Muskelschicht zurechnen und sie mit dem Randstreifen des M. latissimus dorsi zusammenfassen als den Rest einer ursprünglich innigeren Verbindung dieses Muskels mit der Pectoralisgruppe, wie ich auch die Abdominalportion selbst der tiefen Schicht und nicht dem Hautmuskel zurechnen möchte. Diese Auffassung ist einfacher und findet eine Stütze in dem bei Testut (4, S. 23) angeführten Ausspruche von Lannegrace: »chez l'homme le faisceau abdominal est très faible, ce faisceau abdominal fut primitivement le plus important«, sowie in dem Befunde Toblers (vgl.

5, Fig. 23), wo die Abdominalportion sich an einen aus dem Hautmuskel hervorgegangenen Achselbogen anheftet.

Außerdem ist der einwandfreie Beweis für das Gegenteil bis jetzt ebensowenig erbracht worden, wie der für die Zugehörigkeit des sogenannten M. pectoralis quartus zum Hautmuskel. Jene oberflächlichen platten, in die Fascie des M. serratus anterior ausstrahlenden Muskelzüge muß man wohl nach Toblers Untersuchungen auf den Panniculus carnosus zurückführen; dagegen jene häufig sehr kräftigen Muskeln, welche von den Rippen oder von der Abdominalportion des M. pectoralis major ausgehen, erklärt man wohl einfacher als Differenzierungsprodukte der Pectoralisgruppe, als mit der Annahme einer sekundären funktionellen Hypertrophie eines Hautmuskelteils.

Zum Schlusse sei an der Hand der beigegebenen Figuren nochmals kurz das über den Achselbogen Gesagte zusammengefaßt:

Fig. 4 zeigt den ursprünglich von Langer beschriebenen, sehnigen Achselbogen und seine Zugehörigkeit zum M. latissimus dorsi und damit zu der tiefen Muskelschicht.

Fig. 5 gibt eine weitere Rückbildung wieder: dem verbreiterten M. latissimus dorsi fehlt der Zusammenhang mit der Pectoralisgruppe.

In Fig. 6 und 7 sind zwei einfache muskulöse Achselbogen dargestellt, welche unzweifelhaft als Reste des Panniculus carnosus aufzufassen sind.

Fig. 8 bildet mit der Anheftung des verbreiterten M. latissimus dorsi an einen aus dem Hautmuskel hervorgegangenen Achselbogen den Übergang zu

Fig. 9 und 10, in welchen eine Vereinigung des Hautmuskels mit der tiefen Schicht zur Bildung des Achselbogens zu erkennen ist.

Endlich kann Fig. 2 zur Demonstration der sekundären, funktionellen Hypertrophie des in den Achselbogen einbezogenen Hautmuskels dienen.

Verzeichnis der angeführten Literatur.

1) Henle, Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. 2. Aufl. 1871.
2) Krause, Handbuch der menschlichen Anatomie. 3. Aufl. Hannover 1879. Bd. III. Varietäten.
3) Bardeleben zitiert bei Tobler 2 und 3.
4) Testut, Les anomalies musculaires chez l'homme. Paris 1884.
5) Tobler, Der Achselbogen des Menschen, ein Rudiment des Panniculus carnosus der Mammalier. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXX. 3. 1902.
6) Gehry, Neue Beiträge zur Geschichte des Achselbogens des Menschen, eines Rudimentes des Panniculus carnosus der Mammalier. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXXI. Heft 2 und 3. 1903.

Zu den Figuren.

Fig. 1—3 geben die Befunde in Fall I wieder, und zwar Fig. 1 und 2 den der linken, Fig. 3 den der rechten Seite.
Fig. 4 und 5 gehören zusammen, und zwar zu Fall III, Fig. 4 gibt die rechte, Fig. 5 die linke Seite wieder.
Fig. 6 stellt den Befund der rechten und Fig. 7 den der linken Seite in Fall IV dar.
Fig. 8 zeigt die rechte, Fig. 9 die linke Seite von Fall V.
Fig. 10 zeigt die Achselbogenbildung der Leiche eines Kindes.
Fig. 11 endlich zeigt einen Achselbogen beim Meerschweinchen.

Fig. 1—4 und 11 sind Photogramme, die übrigen schematische Zeichnungen.

Untersuchungen über das Gehirn und die Kopfnerven von Cyclothone acclinidens.

Von

August Gierse.

Mit Tafel XIV—XVI.

(*Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.*)

Einleitung.

Im Anschluß an die Untersuchung von HANDRICK über das Nervensystem und die Leuchtorgane von *Argyropelecus hemigymnus* habe ich in vorliegender Arbeit den Versuch gemacht, ein Bild von dem Gehirn und Kopfnervensystem von *Cyclothone acclinidens* zu entwerfen. Dieser kleine, pelagisch lebende Tiefseeteleostier gelangte erst durch die deutsche Tiefsee-Expedition zu allgemeinerer Kenntnis. Über sein Vorkommen wird Prof. Dr. BRAUER-Marburg in seiner Beschreibung der Tiefseefische genauere Angaben machen[1].

Ich begann meine Untersuchung mit dem Gehirn dieses Fisches und fand, daß es in manchen Stücken erheblich vom normalen Knochenfischgehirne abweicht. Dann ging ich zur Betrachtung der aus dem Gehirn austretenden Nerven über und fertigte nach und nach auf dem Wege der Rekonstruktionsmethode aus Querschnitten die fünf schematischen Darstellungen vom Gehirn und dem Ursprunge und dem peripherischen Verlaufe der Kopfnerven an (Fig. 1—5).

[1] WOLTERECK (Über die Entwicklung der *Velella* aus einer in der Tiefe vorkommenden Larve. Zoolog. Jahrbücher. Suppl. VII. 1904. S. 348 Anm. 2 fand *Cyclothone microdon* und *C. signata* bei Villefranche schon unterhalb 600 m regelmäßig, wogegen LO BIANCO *C. microdon* bei Capri erst unterhalb 1000 bis 1500 m antraf.

Für die erste Anregung zu diesem interessanten Thema sei es mir an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Chun, Direktor des zoologischen Instituts zu Leipzig, meinen ergebensten Dank auszusprechen, und gleichzeitig auch für die zahlreichen Ratschläge, mit denen er mir stets helfend zur Seite stand und für die liebenswürdige Freigebigkeit, mit welcher er mir bereitwilligst seine wertvollen Exemplare von der deutschen Tiefsee-Expedition 1898/99 zur freien Verfügung stellte.

Durch die freundliche Bestimmung des Untersuchungsmaterials hat mich Herr Prof. Dr. Brauer-Marburg zu Danke verpflichtet.

Es gereicht mir zur Freude, auch den Herren Assistenten des zoologischen Instituts, Herrn Prof. Dr. zur Strassen und Herrn Privatdozenten Dr. Wolterecк für das große Interesse, welches sie jederzeit meinen Arbeiten entgegengebracht haben, verbindlichst danken zu können.

Material.

Die verwandten Exemplare von *Cyclothone acclinidens* entstammten der deutschen Tiefsee-Expedition und waren zum größten Teile in Alkohol und Sublimat, einige wenige dagegen in Formol konserviert. Leider erwies sich das Untersuchungsmaterial nicht so tadellos erhalten, wie es wünschenswert gewesen wäre. Namentlich zeigte die äußere Hautdecke schadhafte Stellen, welche die histologische Untersuchung wesentlich erschwerten und unmöglich machten. Dieses war um so bedauerlicher, als gerade bei Fischen und im Wasser lebenden Amphibien die Haut des Kopfes von einem interessanten System von Sinnesorganen durchzogen ist, von deren Beschreibung Abstand genommen werden mußte. Infolge der defekten Hautpartien gelang es nicht, die sich hier ausbreitenden sensiblen Facialisäste bis in ihr feinstes Endgebiet zu verfolgen.

Methoden.

Die Entkalkung der Exemplare machte mir anfangs einige Schwierigkeiten. Die Auflösung der zur Ablagerung gelangten Kalksalze war zur Herstellung von möglichst untadeligen Schnittreihen für meine Arbeit von absoluter Notwendigkeit.

Zur Entkalkung wurde zuerst $^1/_2$—$1\,\%$ige Salpetersäure, dann $1\,‰$—$1\,\%$ige Salzsäure, beide in $70\,\%$igem Alkohol gelöst, verwandt; ferner wässerige Pikrinsäure. Die mit Salpeter- und Salzsäure behandelten Objekte ergaben brauchbare Präparate, die mit wässeriger

Pikrinsäure entkalkten dagegen nicht. Die besten Schnittserien erhielt ich mit Hilfe einer übersättigten Pikrinsäurelösung in 70%igem Alkohol.

Die Schnitte wurden in bekannter Weise in einer Dicke von 7,5, 10, 15, 20 μ angefertigt und aufgeklebt.

Die Färbung der Schnitte wurde vorgenommen mit Pikrokarmin, Safranin, Hämalaun, Hämalaun-Orange G, Hämalaun-Eosin, Eisenalaun-Hämatoxylin nach Heidenhain und Hämatoxylin-Eosin.

Vornehmlich erzielte ich durch die Anwendung der drei letztgenannten Doppelfarbstoffe klare und geeignete Bilder. Die oft sehr schwachen Nervenstämmchen hoben sich deutlich von ihrer Umgebung ab und konnten gut verfolgt werden.

So war ich in der Lage, eine größere Anzahl von Schnittserien herzustellen, welche zum größten Teil aus Querschnitten, zum Teil aus sagittalen (dorso-ventralen) Längsschnitten, zum Teil aus horizontalen oder bilateralen Längsschnitten bestehen. Diese drei Schnittarten erwiesen sich zur Beurteilung der architektonischen Verhältnisse für ausreichend.

Die Horizontalserien ermöglichen eine gute Vorstellung über die allgemeine Verteilung der Nerven und leisten somit gute Dienste bei dem Einführungsstudium, während sich zur Ermittelung der feineren Verhältnisse die Querschnittserien besser eignen.

Die meisten Exemplare fanden zu Schnittserien Verwendung; einige wenige Gehirne präparierte ich unter der binokulären Lupe, was wegen der Kleinheit des Objekts mit Schwierigkeiten verknüpft war. Diese letzteren Exemplare wurden zuvor bis zu 10 Minuten in ein Gemisch von 80 Teilen Wasser, 12 Teilen Salpetersäure und 8 Teilen Glyzerin gebracht.

Das Chondrocranium ließ sich dann mit großer Leichtigkeit entfernen.

Gleichwohl führt diese Methode nicht zu sicheren Resultaten: die Nerven sind meist schon an ihrer Ursprungsstelle abgerissen; ein Gleiches gilt von der Hypophysis cerebri, welche in der sog. Pituitargrube am Boden der Schädelhöhle liegt. Immerhin war ich einigermaßen imstande, durch Anwendung der Lupe eine verhältnismäßig gute Übersicht von der Topographie der einzelnen Hirnteile, namentlich in der Rücken- und Seitenansicht, zu erhalten, während mir die Verhältnisse der Bauchfläche des Hirns und vornehmlich die des Infundibularteils durch Abreißen des Hirnanhanges auf diese Weise nicht recht klar wurden.

Um ein klares Bild von dem Gehirn- und Kopfnervensystem dieses Teleostiers zu erhalten, benutzte ich die Rekonstruktionsmethode nach kontinuierlichen Serien von Querschnitten. Die Schnittdicke betrug 20 μ. Ein Haupterfordernis bei der Rekonstruktion ist eine möglichst lückenlose Schnittserie von faltenlos aufgeklebten Schnitten.

Zur besseren Gesamtvorstellung und zur Anfertigung naturgetreuer, plastischer Zeichnungen fertigte ich außerdem ein Plastilinemodell an, welches mir außerordentlich gute Dienste geleistet hat.

I. Der Hirnschädel.

Das Cranium cerebrale (Neurocranium Gaupp) oder der Hirnschädel von *Cyclothone acclinidens* besteht ausschließlich aus Knorpelgewebe. Dieses knorpelige Primordialcranium bleibt als einziger Repräsentant des Schädels zeitlebens erhalten, was im allgemeinen nur bei niederen Fischformen (Cyclostomen und Selachiern) der Fall ist, während sonst in der Tierreihe, und zwar namentlich bei den höheren Formen, der Knorpelschädel nur »die Rolle einer provisorischen, transitorischen Bildung während des Embryonallebens spielt« (Gaupp, 1900, S. 867).

Die Vollständigkeit des neuralen Craniums bei *Cyclothone* beweist dessen primitiven Charakter. Auch das ganze Innenskelett dieses Teleostiers bildet ein sog. Primordialskelett, d. h. bleibt knorpelig. Knochengewebe ist nirgends vorhanden. Von einem Hautskelett kann ebenfalls keine Rede sein, da die Schuppenbildung vollständig fehlt.

Über die Erhaltung des Primordialcraniums schreibt Wiedersheim (1902, S. 90): »Der knorpelige Primordialschädel persistiert bei den meisten Teleostiern in großer Ausdehnung.« Bei *Cyclothone* hat sich der Knorpel in ungleich größerem Maße erhalten als bei den übrigen Knochenfischen. Denselben bemerkenswerten Befund machte Handrick (1901, S. 3) bei dem Tiefseeteleostier *Argyropelecus hemigymnus*. Auch hier bauen sich Neurocranium und Wirbelsäule nur aus Knorpelgewebe auf.

An dem Cranium aller Wirbeltiere, von den Selachiern aufwärts, lassen sich nach Fürbringer (1896, S. 549) zwei Abschnitte unterscheiden: das mit dem Nervus vagus abschließende Paläocranium und das die Occipitalregion bildende Neocranium. Ersteres umschließt die paläocranialen oder cerebralen Nerven, die mit dem

Vago-accessorius ihren Abschluß finden, während letzteres die neocranialen oder spino-occipitalen Nerven enthält (Gaupp, 1897, S. 858).

Das Neocranium ist etwas dem Paläocranium prinzipiell Gegenüberstehendes (Gaupp daselbst).

Nach dem Vorgange Sagemehls (1891, S. 526) kann man noch von einem protometameren und auximetameren Schädeltypus sprechen; bei ersterem schließt das Cranium mit dem Nervus vagus ab, bei letzterem treten hinter dem Nervus vagus noch ein oder mehrere Nerven aus. Ein protometameres Cranium besitzen die Selachier und Amphibien in guter Ausbildung, die Teleostier, Holocephalen, Ganoiden, Dipnoer und Amnioten ein auximetameres (Gaupp, 1897, S. 858).

Die Unterscheidung in Paläocranium und Neocranium ist von fundamentaler Bedeutung, während zwischen Protometamerie und Auximetamerie kein direkter Gegensatz besteht, sondern nur ein zeitlicher und gradueller Unterschied (Fürbringer, 1896, S. 549).

Auf Grund der vorgetragenen Anschauungen kann das *Cyclothone*-Cranium als ein auximetameres Cranium (Sagemehl) angesehen werden, d. h. als ein Cranium, welches aus Paläocranium und auximetamerem Neocranium besteht, wie es den höheren Fischen und Amnioten eigen ist (Gaupp, 1897, S. 858).

Das Neocranium ist durch sekundäre Angliederung und Verschmelzung von diskreten, der Wirbelsäule angehörenden Skelettelementen an das eigentliche Paläocranium entstanden (Gaupp, 1897, S. 878, 1900, S. 874). »Die Zahl der sekundär assimilierten Wirbel ist bei *Amia* und den Teleostiern auf mindestens drei zu bestimmen« (Gaupp, 1897, S. 825, 865). Dasselbe findet man bei *Cyclothone*. Handrick (1901, S. 29) gibt dagegen auf Grund der letzten Sagemehlschen Arbeit (1891, S. 528) nur zwei diskrete Wirbel an. Doch ist diese Anschauung irrig. Aufschluß über die Zahl der einverleibten Wirbelelemente können nur die neocranialen bzw. spino-occipitalen Nerven geben. Der vordere Occipito-Spinalnerv des *Argyropelecus* (Handrick, 1901, S. 28) ist dem zweiten Occipito-Spinalnerven Fürbringers (*os.b*) homolog; er entspricht somit dem mittleren Nerven von *Amia* (*b*). Der erste occipito-spinale Nerv (*a* bei *Amia*) ist bei *Argyropelecus* vollständig reduziert, und der hintere Occipito-Spinalnerv des *Argyropelecus* ist als dritter Occipito-Spinalnerv im Sinne Fürbringers aufzufassen (Handrick, 1901, S. 29 *os.c*).

»Da aber Sagemehl selbst für *Amia* drei Wirbel nachgewiesen hat« (Gaupp, 1897, S. 825 Anm.), so handelt es sich bei *Argyropelecus*,

ebenso wie bei meinem Untersuchungsobjekte und andern Teleostiern, um drei sekundär assimilierte Wirbel.

Die Schädelhöhle, das Cavum cranii, erstreckt sich bei *Cyclothone* weit nach vorn zwischen den Orbitae hindurch bis in die Ethmoidalregion und kommt den Nasengruben sehr nahe. Auch Wiedersheim (1902, S. 90) schreibt, daß die Schädelhöhle »in Form einer Röhre zwischen den Augen hindurch zur Ethmoidalregion« reichen kann. Ähnliche Verhältnisse wie bei *Cyclothone* findet Sagemehl bei dem Characiniden *Citharinus*, während die Schädelhöhle bei den übrigen Characiniden mehr oder weniger weit in die Orbitae hineinragt, aber niemals bis in die unmittelbare Nähe der Nasengruben (Sagemehl, 1885, S. 29).

Bei den Cypriniden erstreckt sich die interorbitale Fortsetzung des Cavum cranii im Gegensatz zu den Characiniden bis zwischen die Nasengruben (Sagemehl, 1891, S. 562).

An dem Primordialcranium von *Cyclothone* haben Reduktionen stattgefunden; es macht einen lückenhaften Eindruck. Hertwig (1897, S. 459) bemerkt darüber: »Nur bei wenigen Fischen ist das Knorpelcranium vollkommen geschlossen; meist finden sich in ihm dorsale, zuweilen auch ventrale, nur von Bindegewebe geschlossene Lücken.«

Die verbreitetste Defektbildung findet sich bei diesem Knochenfischchen an der Decke der Schädelhöhle; doch auch die Schädelbasis zeigt Lückenbildung, und gleichfalls die Seitenwände in der Orbitalregion. In den Wandungen des knorpeligen Primordialcraniums von *Cyclothone* befinden sich insgesamt acht Lücken, und zwar vier im Dache, zwei an der Schädelbasis und zwei an den Seitenwänden in der Orbitalgegend.

Sagemehl beschreibt in der Decke des Chondrocraniums bei den Characiniden (1885, S. 41) und bei den Cyprinoiden (1891, S. 511) »zwei hintereinander liegende große Fenster«. Das vordere Schädeldachfenster trennt eine Knorpelspange von dem hinteren. »Diese Knorpelspange (Sagemehl, 1885, S. 41) ist die Epiphysarspange, welche der vom Gehirn aus schräg nach oben und vorn aufsteigenden Epiphyse zur Anheftung dient.« Auch bei Cyprinoiden inseriert das distale Ende der Epiphysis cerebri stets an diese Knorpelspange (Sagemehl, 1891, S. 511).

Bei *Argyropelecus* findet Handrick (1901, S. 3) »vier große Lücken. Drei von diesen befinden sich im Dache und in den Seitenwandungen, die vierte erstreckt sich als langer Spalt im Boden des

Primordialcraniums entlang«. Die vordere dorsale Lücke ist die Pineallücke, »ein rundliches Foramen im Knorpel der Frontalgegend«; unter ihr liegt der Endteil der Epiphysen (Handrick, 1901, S. 3, 37). Die beiden größeren, hinteren dorsalen Lücken entsprechen der im Primordialcranium auftretenden Fontanelle, »die als einheitliche Öffnung sich über den Scheitel des Craniums erstreckt« (Handrick, S. 3), dem hinteren Fenster im Schädeldach, welches Sagemehl bei den Characiniden und Cyprinoiden als eine Neubildung beschreibt, »welcher nichts bei niederen Formen Vorkommendes an die Seite gestellt werden kann« (Sagemehl, 1885, S. 42).

Die dorsalen Lücken von *Cyclothone* sind einem Fenster mit zwei kleinen Oberlichtern und zwei großen unteren Fenstern vergleichbar. Die beiden vorderen Lücken im Schädeldach sind die kleinsten; sie sind ebenso wie die ungleich größeren hinteren Fenster durch je eine knorpelige Längsplatte voneinander (Fig. 10, 13, 16, 18, 19; *Lpl*) und durch eine Knorpelquerspange von den letzteren getrennt. Diese Querplatte ist identisch mit der von Sagemehl (1885, S. 34) bei den Characiniden und (1891, S. 511) bei den Cyprinoiden beschriebenen sog. Epiphysarspange, der Epiphysarleiste von *Amia* (Sagemehl, 1884, S. 208). Sie dient auch bei *Cyclothone* zur Anheftung der Epiphysis cerebri. Die Epiphysarspange »findet sich konstant bei allen Teleostiern und repräsentiert in einzelnen Fällen den einzig übrig gebliebenen Teil der ursprünglichen Decke des Primordialschädels« (Sagemehl, 1884, S. 208). Außer dieser Epiphysarspange besitzt *Cyclothone* noch eine in der Medianebene verlaufende Knorpellängsspange (Figuren s. oben *Lpl*), welche auf der Epiphysarspange senkrecht steht und mit ihr ein etwas modifiziertes Fensterkreuz bildet. Hierdurch zerfallen die Defekte an der Decke der Schädelhöhle in vordere und hintere und je in eine korrespondierende gleiche rechte und linke Lücke.

Die beiden vorderen, schmäleren und kürzeren »Fenster« des Schädeldaches treten bald nach Beginn der Schädelhöhle auf und verlaufen über das Dach schwanzwärts. Sie entsprechen wohl der unpaaren Öffnung im Knorpel der Frontalgegend für den Pinealapparat, dem sog. Foramen pineale bei *Argyropelecus* (Handrick, 1901, S. 3, 37), weisen aber keinerlei Beziehungen zu den Epiphysen bei *Cyclothone* auf. Der Epiphysenendteil dieses Teleostiers liegt vielmehr etwas distal von ihnen, dicht unterhalb der Epiphysarspange, welche die hintere Begrenzung der beiden vorderen Fenster bildet. Dieselben

Verhältnisse schildert Sagemehl bei den Characiniden und Cyprinoiden. Das vordere Schädeldachfenster Sagemehls steht ebenfalls in keiner Beziehung zur Epiphysis cerebri, wohl aber die Epiphysarspange. »Wie bei den Characiniden, so besitzt diese Knorpelspange auch bei den Cyprinoiden ganz konstante Beziehungen zur Epiphysis cerebri, deren distales Ende sich an derselben inseriert« (Sagemehl, 1891, S. 511). Sagemehl glaubt wohl an die Möglichkeit eines genetischen Zusammenhanges des vorderen Schädeldachfensters der Characiniden mit der Präfrontallücke im Schädeldach der Selachier (1885, S. 42), betont aber auch hier, daß die hintere knorpelige Begrenzung dieser Lücke bei den Haien (S. 41) sich in bezug auf die Insertion der Epiphyse ähnlich wie die Epiphysarspange verhält.

Die beiden hinteren, bedeutend breiteren und längeren Schädeldachfenster von *Cyclothone* (Fig. 10, 13, 16, 18, 19; *F*) liegen zu beiden Seiten der den Scheitel entlang ziehenden Längsplatte (*Lpl*) und erstrecken sich caudalwärts über die Decke des Cavum cranii bis in die Gegend der hinteren Mittelhirnregion (Fig. 19). Sie entstehen dort, wo der Nervus opticus in die Schädelhöhle tritt, und nehmen von Schnitt zu Schnitt durch Auseinanderweichen der Knorpelränder an Breite zu, wie bei Durchmusterung der Schnittserien von vorn nach hinten sehr schön beobachtet werden kann. In der Gegend des Vorderhirns erreichen sie ihren größten Durchmesser, nehmen vom Auftreten der Haubenganglien an allmählich wieder ab und finden ihr Ende in der hinteren Mittelhirnregion, wo sich der Stammteil des Hinterhirns zwischen die beiden Lobi optici hineinstülpt. Hier haben sich die Knorpelränder in der Medianebene wieder vollkommen vereinigt.

Die beiden vorderen Lücken im Schädeldach von *Cyclothone* sind genetisch mit dem vorderen Fenster Sagemehls bei den Characiniden und Cyprinoiden, und die beiden hinteren Lücken »mit der durch Reduktion des Primordialcraniums bei Ganoiden und Teleostiern auftretenden sogenannten Fontanelle identisch, die als einheitliche Öffnung sich über den Scheitel des Craniums erstreckt« (Handrick, 1901, S. 3).

Die beiden großen Schädeldachfenster Sagemehls haben sich bei *Cyclothone* durch die Längsknorpelplatte in je ein rechtes und linkes geschieden. Bei *Argyropelecus* (Handrick, 1901, S. 3) ist zwar auch eine Längsplatte in der hinteren Lücke, doch ist die vordere noch ein einheitlicher Defekt. Aus dem Bestehenbleiben

der knorpeligen Kreuzspange bei *Cyclothone* geht hervor, daß der Reduktionsprozeß am Primordialcranium dieses Fischchens bei weitem weniger weit fortgeschritten ist als bei andern Knochenfischen und auch bei *Argyropelecus*.

Die Rückbildung scheint bei *Cyclothone* in der Decke der Schädelhöhle zu beginnen (Gegenbaur, 1898, S. 344) und nicht »in den oberen Teilen der Seitenwandungen des Primordialcraniums«, wie bei *Argyropelecus* (Handrick, 1901, S. 3).

Ein weit ausgedehnterer Reduktionsprozeß als bei *Argyropelecus* hat sich an der Basis und den Seitenwänden des Primordialcraniums dieses Tiefseeteleostiers geltend gemacht. Es sind hier vier Defekte vorhanden.

Die beiden vorderen Lücken (Fig. 6) liegen in den Seitenwandungen der Schädelhöhle im vordersten Teile der Orbitalregion. Sie nehmen gleich mit dem Beginn des intracraniellen Hohlraumes, wie die vorderen dorsalen Fenster, ihren Anfang, erstrecken sich aber bedeutend weiter schwanzwärts als diese. In dieser Gegend tritt sonst das Orbitosphenoid auf; es ist bei *Cyclothone* also reduziert. An seiner Stelle befinden sich zwei Knorpellücken, welche mit einer Bindegewebsmembran überdacht sind. Ähnliche eigentümliche Verhältnisse schildert Sagemehl (1891, S. 562) bei den Cyprinoidengattungen *Cobitis*, *Misgurus* und *Nemachilus*; auch hier fehlt das Orbitosphenoid vollständig und wird durch bindegewebige Membranen vertreten. Der größte Teil der lateralen Wandungen der Schädelhöhle in der Orbitalregion und das untere unpaare Interorbitalseptum wird somit bei diesen Fischen von Fascien gebildet.

Im vorderen Abschnitt dieser beiden seitlichen ventralen Knorpellücken befindet sich bei *Cyclothone* ein Foramen in der Bindegewebsmembran zum Durchtritt für den N. olfactorius.

Unmittelbar hinter diesen beiden Lücken, nur durch eine schmale Knorpelquerspange davon getrennt, folgt das unpaare, in der Medianebene liegende Opticusfenster (Sagemehl, 1885, S. 97). Es entsteht durch Verschmelzung der beiden bei *Amia* und einigen niedrig organisierten Physostomen (Siluroiden) noch gesonderten Opticusfenster (Sagemehl, 1885, S. 67, 1891, S. 563), ist ähnlich wie bei den Characiniden »am Boden des hinteren Teils der interorbitalen Fortsetzung der Schädelhöhle gelegen und öffnet sich direkt nach unten in die Orbitae« (Sagemehl, 1885, S. 67). Das Opticusfenster wird bei *Cyclothone* durch das Septum interorbitale, dem an

seiner Unterseite das Parasphenoid aufliegt, verdeckt. Vorn und seitlich von den Alisphenoidea und hinten von den Petrosa begrenzt, dient das Orbitalfenster den Sehnerven zum Durchtritt. — Etwas weiter schwanzwärts, auf der Grenze zwischen Orbital- und Labyrinthregion, befindet sich ebenfalls in der Medianlinie die vierte Defektbildung an der Schädelbasis und bildet, wie bei den Characiniden (Sagemehl, 1885, S. 42), »eine in der Mittellinie zwischen den beiden Ossa petrosa verlaufende Längsspalte«, welche länger als das Opticusfenster ist und durch eine knorpelige Querplatte von demselben getrennt wird. Dieses Fenster, welches auch Handrick bei *Argyropelecus* fand (1901, S. 4), ist identisch mit der »Pituitargrube«, dem Hypophysarfenster von *Amia* (Wiedersheim, 1898, S. 66, 1902, S. 81; Sagemehl, 1885, S. 42). Die Pituitargrube von *Cyclothone* (Fig. 10, 13; *Pg*) wird vom Parasphenoid (*Ps*) verdeckt. Letzteres ist ein langgestreckter und flacher Knorpelstreif und verläuft in der Mittellinie an dem Dache der Mundhöhle. In den Anfangsteil der Hypophysargrube ragt noch ein Ausläufer des Septum interorbitale hinein (Fig. 10 *Js*) und erreicht dort, sich verjüngend, sein Ende. An der Unterseite dieses Interorbitalseptums befindet sich mit demselben verwachsen das Parasphenoid (Fig. 10 *Js*, *Ps*).

In der Pituitargrube liegt bei diesem Knochenfischchen die Hypophysis cerebri, im Gegensatz zu der Behauptung Gaupps (1900, S. 939): »Am Boden des Primordialcraniums von *Amia* sowie der Teleostier findet sich in der Orbitalregion eine Lücke, die ihrer allgemeinen Lage nach dem bei vielen Wirbeltierschädeln vorhandenen Hypophysarfenster entspricht, doch aber nicht die Hypophyse enthält, sondern vielmehr am Boden eines vom Hauptraum des Cavum cranii abgetrennten Nebenraumes, des Augenmuskelkanals liegt.«

Bei *Cyclothone* ist ein Augenmuskelkanal nicht ausgebildet (vgl. S. 614, 615). Die Pituitargrube mit der Hypophyse (Fig. 13 *Pg*, *Hy*) liegt unmittelbar am Schädelhöhlenboden. Die genauere Beschreibung dieser Verhältnisse findet bei der Besprechung der Hypophysis cerebri (vgl. S. 628, 629) ihre Berücksichtigung.

Die außer diesen Lücken im Knorpelcranium von *Cyclothone* noch vorkommenden Öffnungen für Nerven und Blutgefäße werden bei der Beschreibung des peripherischen Nervensystems erwähnt.

Sämtliche acht Knorpellücken im Neurocranium dieses kleinen Teleostiers sind durch Bindegewebsmembranen geschlossen (Hertwig, 1897, S. 459; Handrick, 1901, S. 4). Die vier dorsalen Lücken,

sowie das Dach und die Seitenwände des Primordialcraniums, soweit sie nicht von Muskulatur bedeckt sind, werden von einer auf dem äußeren Perichondrium gelegenen sog. »harten, modifizierten Bindegewebsmembran« (Handrick, 1901, S. 4) überzogen, während die Pituitargrube, das Opticusfenster und die beiden Lücken in den Seitenwänden der Orbitalregion von typischem Bindegewebe überdacht sind (Fig. 6, 10, 13, 16, 18, 19; *F*, *Pg*).

Für die Gestaltung des Neurocraniums und die Begrenzung des Cavum cranii sowie die Konfiguration der sekundär um dasselbe herum sich bildenden Skelettmassen ist das frühzeitige Auftreten der drei höheren Sinnesorgane von Ausschlag gebender Bedeutung, während das Gehirn so gut wie keinen Einfluß darauf ausübt; es füllt die Schädelhöhle bei weitem nicht aus. Dieses ist auch bei andern Teleostiern der Fall, z. B. *Argyropelecus* (Handrick, 1904, S. 4; Wiedersheim, 1902, S. 223).

Die Schädelhöhle beginnt schon weit vor dem Vorderhirn in der Ethmoidalregion (vgl. S. 607) und nimmt nach hinten stets an Weite zu. Schon in der Gegend des Vorderhirns hat der Schädelraum eine beträchtliche Größe, erweitert sich schwanzwärts mehr und mehr, bis er in der Mittelhirnregion sein Maximum erreicht. Dieses wird bis in die Gegend des Nachhirns beibehalten, wo dann die Ausdehnung allmählich wieder abnimmt (Fig. 6, 8, 10, 13, 16, 18, 19, 20, 21, 23, 24, 25).

Der Grund für die mächtige Erweiterung der Schädelhöhle ist in den hier liegenden »monströs entwickelten Gehörorganen« zu suchen. Handrick (1901, S. 4) verzeichnet denselben Befund von *Argyropelecus*: »Dieser hintere Teil des Craniums wird noch mehr durch große Ausbuchtungen seiner Seitenwandungen und des Bodens vergrößert, die dazu bestimmt sind, Teile des Labyrinths zu beherbergen. Auch bei andern Fischen treffen wir dieserhalb Ausbuchtungen in den Seitenwandungen des Craniums an, jedoch nirgends in der Weise, wie sie bei *Argyropelecus* zu finden sind.«

Die kräftig entwickelten Gehörapparate meines Tiefseefisches kommen denen von *Argyropelecus* in Beziehung auf die Breitenausdehnung mindestens gleich, wenn sie dieselben nicht zum Teil übertreffen. Anders dagegen verhalten sich bei *Argyropelecus* die beiden Sacculi und die beiden kleinen Lagenae, welche ganz besonders umfangreiche Ausbuchtungen im Boden des *Argyropelecus*-Craniums hervorgerufen haben (Handrick, 1901, S. 4; Fig. 9—11 *Sa*, *La*). Bei

Cyclothone ist es noch nicht zu einer Differenzierung des Sacculus in eine Lagena gekommen wie bei *Chimaera* (Wiedersheim, 1902, S. 321 Anm.).

Gleichwohl zeichnen sich diese beiden Tiefseeknochenfischchen durch mächtig entfaltete Gehörapparate aus.

In den cranicllen Hohlraum von der Innenwand aus ragen Knorpelbögen hinein (Fig. 19 *Knb*), wie auch Handrick für *Argyropelecus* feststellt (1901, S. 4). Er unterscheidet drei Knorpelbögen auf jeder Seite und erblickt in dem Auftreten derselben die ersten Anfänge eines knorpeligen Labyrinths (1901, S. 51). »Unter je einem Knorpelbogen zieht ein Bogengang des Gehörorgans darunter hinweg« (Handrick, 1901, S. 4).

An dem Gehörorgane von *Cyclothone* ist der Utriculus (*Ut*) mit seinen drei Bogengängen (*V.B*, *A.B*, *H.B*) und der Sacculus (*S*) wohl zu erkennen (Fig. 16, 18, 19, 20, 21, 23, 24, 25). Die Sinnesorgane finden sich wie bei andern Fischen, und zwar im Utriculus und Sacculus »Maculae acusticae« mit zwei ungleich großen Otolithen, von denen der größte im Sacculus liegt (Fig. 25 *o*), während in den drei Bogengängen »Cristae acusticae« ausgebildet sind. Eine Lagena fehlt, wie schon bemerkt ist. Eine »Macula acustica neglecta« traf ich in einem Falle sehr rudimentär an (Fig. 24 *mu*). Die Innervation wird bei Besprechung des Nervus acusticus erörtert.

Von einer eingehenden Schilderung des Gehörapparates kann abgesehen werden, da weitere Abweichungen von der Norm nicht zu verzeichnen sind.

Die Schädelhöhle erstreckt sich, wie schon S. 607 angegeben, zwischen den Orbitae nach vorn bis in die hintere Ethmoidalgegend. Die beiderseitigen Orbitae werden durch diese interorbitale Fortsetzung des Schädelraumes in ihrem oberen Abschnitt voneinander getrennt. Von dem interorbitalen Teile der Schädelhöhle zieht ein kräftig entwickeltes Septum interorbitale zum Parasphenoid herab und bildet im unteren Abschnitt zwischen den beiden Orbitae eine unpaare vertikale Scheidewand (Fig. 6, 8; *Js*, *Ps*). Ähnliche Verhältnisse schildert Sagemehl für die Familie der Cyprinoiden (1891, S. 562). Die Ausbildung eines Interorbitalseptums kommt bei den Characiniden und vielen andern Teleostiern vor und ist eine verschiedene; sie hängt von der größeren Entwicklung der Augen ab (Gaupp, 1900, S. 938) und ist ziemlich proportional der Höhe der beiden Orbitae (Sagemehl, 1891, S. 562).

Das stark ausgebildete Septum interorbitale verläuft bei *Cyclothone*

allmählich sich verjüngend, nach hinten und endet im vorderen Abschnitt der Hypophysargrube (vgl. S. 611). An seiner ventralen Seite, der Mundhöhle zugekehrt, liegt fest mit demselben verbunden das Parasphenoid. Hierüber sagt Sagemehl (1891, S. 591): »In seltenen Fällen gewinnt dieser Teil des Parasphenoids« — gemeint ist der schmale, zwischen den Orbitae gelegene Teil desselben — »Beziehungen zu dem bei vielen Cyprinoiden entwickelten unpaaren Interorbitalseptum und nimmt zusammen mit dem Orbitosphenoid an der Bildung desselben teil.« Dieses ist bei einigen exotischen *Barbus*-Arten und besonders schön bei *Amblyrhynchichthys* zu beobachten.

Die Orbitae von *Cyclothone* werden oben durch das vom Frontale gebildete Orbitaldach, nach vorn und hinten von den Prä- und Postorbitalfortsätzen gut begrenzt. Am Boden derselben hat allerdings eine Reduktion der knorpeligen Begrenzung stattgefunden; derselbe wird nicht mehr von den eigentlichen Schädelknochen bzw. Schädelknorpeln, sondern von denjenigen des Palatinbogens und zum Teil noch von der Schleimhaut des Daches der Mundhöhle gebildet.

Einen ähnlichen Befund teilt Sagemehl bei den Cyprinoiden mit reduziertem Bulbus oculi mit (1891, S. 562). Hier wird der Boden der Augenhöhle von den Knochen des Palatingürtels und von dem sich wie ein Diaphragma zwischen Mundhöhle und Auge ausspannenden Musculus adductor palati hergestellt.

Die Knorpel der Orbitalgegend erfahren dadurch eine bedeutende Veränderung, daß sich »die Ursprünge gerader Augenmuskeln an der Orbitalwand in den Schädel einsenken und Teile des letzteren zum Schwunde bringen« (Gegenbaur, 1898, S. 348). Dasselbe gilt bei *Cyclothone* auch für die schiefen Augenmuskeln. Die beiden Obliqui verlaufen jederseits, nach vorn konvergierend, bis sie in der Mittellinie unter und zwischen den beiden Präfrontalia, von denen sie entspringen, fast miteinander in Berührung kommen.

Sehr auffallend tritt das Verdrängen und teilweise Schwinden des Interorbitalseptums durch den Musculus rectus internus bei meinem Objekte zutage, was bei der Entstehung des Opticusfensters eine hervorragende Rolle spielt.

»Ein bei manchen Teleostiern auftretender, von der Orbita schräg nach hinten einwärts verlaufender und mit der Längsachse der Basis cranii einen spitzen Winkel erzeugender Kanal, der die Augenmuskeln umschließt« (Wiedersheim, 1902, S. 91), ein sog. Augenmuskelkanal, fehlt bei *Cyclothone* vollkommen. Dadurch bekundet *Cyclothone* ein primitives Verhalten gegenüber andern

Knochenfischen. Die Augenmuskeln entspringen sämtlich in der Orbita.

Bei dem Tiefseefischchen *Argyropelecus* dagegen ist ein wohl ausgebildeter Augenmuskelkanal vorhanden (Handrick, 1901, S. 5). Sagemehl findet ebenfalls einen in den meisten Fällen gut entwickelten Augenmuskelkanal bei den Cyprinoiden und Characiniden (1891, S. 574, 576). Bei den mit großen Augen versehenen Cyprinoidengattungen ist er stets beobachtet, dagegen scheint er bei *Cobitus*, *Misgurus*, *Nemachilus*, *Acanthophthalmus* und *Homaloptera* rudimentär geworden zu sein und enthält keine Augenmuskeln mehr. »Diese Gattungen besitzen alle nur sehr kleine Augen« (Sagemehl, 1891, S. 496).

Die Entwicklung des Augenmuskelkanals wird somit wohl von der Ausbildung der Augen beeinflußt, was auch für *Argyropelecus* und *Cyclothone* zutrifft. Ersterer hat exzessiv ausgebildete Augen, dem entsprechende Sehnerven und einen Augenmuskelkanal, letzterer besitzt relativ kleine Augen und gleiche Nn. optici. Der Augenmuskelkanal fehlt.

Das Neurocranium wird auf seiner Innenfläche von einer Bindegewebsmembran ausgekleidet, welche als Perichondrium die Ernährung des Knorpels übernimmt. Die das Gehirn und seine Anhangsgebilde umhüllende Membran, die sog. »Meninx primitiva« (Wiedersheim), besteht aus lockerem Bindegewebe, ist sehr blutreich und als die Ernährerin des Gehirns zu betrachten. Die Differenzierung einer Arachnoidea bzw. eines Subarachnoidealraumes ist hier wie auch bei Amphibien und Sauropsiden noch nicht erfolgt (Wiedersheim, 1902, S. 203). Es liegen übrigens, wie Wiedersheim daselbst mitteilt, über die Phylogenie und Ontogenie der Hüllmembranen des Gehirns noch keine endgültigen Resultate vor.

Der ganze übrige Hohlraum des Craniums ist, so weit er nicht vom Gehirn und den Gehörorganen eingenommen wird, von feinfaserigem Bindegewebe erfüllt, welches von Blutcapillaren und Nervenfädchen durchzogen wird (vgl. Handrick, 1901, S. 4).

II. Das Gehirn und seine Anhangsgebilde.

Der langgestreckten Kopfform von *Cyclothone acclinidens* entspricht ein langes und schmales Gehirn. Dieses füllt die Schädelhöhle bei weitem nicht aus und hat keinen unmittelbaren Einfluß auf die Gestaltung des Neurocraniums

(vgl. S. 612). Vielmehr hat die gewaltige Entwicklung der Gehörapparate darauf eingewirkt und auch den vom Physostomengehirn abweichenden Bau des *Cyclothone*-Hirns verursacht. »Da die Gehörorgane den Raum um die Medulla oblongata herum vollständig einnehmen, so äußert sich diese mächtige Ausbreitung auf das Gehirn teils in der Zusammenschiebung der Hinterhirnregion, teils in Verschiebungen der im Bereiche der Gehörorgane liegenden Nervenwurzeln« (Handrick, 1901, S. 6).

Auf diese Weise erklärt sich die Verschmelzung der Wurzeln des Nervus facialis und acusticus, des Nervus glossopharyngeus und lateralis, des Nervus lateralis und vagus und die Verwachsung der Ganglien des Nervus trigeminus und Nervus facialis zu einem einzigen Ganglion. Ihre genauere Beschreibung findet bei der Erörterung dieser Nerven ihre Stelle.

Das Vorderhirn

(Telencephalon, Prosencephalon, Hemisphären, sekundäres Vorderhirn).

Bei der Betrachtung von oben fällt das Vorderhirn von *Cyclothone* durch seine geringe und unansehnliche Entwicklung gegenüber den andern Hirnabschnitten auf. Die Beschreibung Handricks (1901, S. 6) von dem Vorderhirn des *Argyropelecus* trifft auch hier zu: »Lobuläre Anschwellungen lassen sich bei der Betrachtung mit der Lupe so gut wie gar nicht erkennen. Es erscheint vielmehr als ein gleichmäßig sich nach vorn verjüngendes Gebilde, dessen vorderer Teil, nach abwärts steil abfallend, in die Nn. olfactorii (*ol*) übergeht« (Fig. 1, 2, 3; *V.H*). Ein Unterschied jedoch zeigt sich: Das Vorderhirn von *Cyclothone* ist weit weniger voluminös als das des *Argyropelecus* (Handrick, 1901, Taf. II Fig. 1).

An der hinteren Grenze des Vorderhirns, dort, wo es in das Zwischenhirn übergeht, treten bei *Cyclothone* zwei rundliche Hervorwölbungen an der Dorsalfläche hervor; es sind die Ganglia habenulae (Fig. 1 *Gh*). Nach vorn heftet sich an die Haubenganglien eine Epithellamelle, welche die Decke des Vorderhirns abgibt.

Letzteres zerfällt auch bei *Cyclothone* in die paarigen, stark verdickten Stammlappen, Basalganglien oder Corpora striata und das diese überdeckende epitheliale Hirndach (Fig. 12, 13, 14, 15; *Cst*, *Pa*), welches aus einer einfachen Epithellage gebildet und von der Pia mater überzogen wird. Der Hirnmantel entspringt aus den dorso-lateralen Rändern der Streifenhügel und wölbt sich über den Ventriculus communis (*V.c*). Der dorsalen Oberfläche des

Palliums liegt der proximale Abschnitt des Pinealorgans auf. Der unpaare Hohlraum des Vorderhirns (*V.c*) bildet eine direkte Fortsetzung des Ventriculus tertius, wird zum größten Teile von den stark entwickelten Stammloben ausgefüllt und zeigt bei diesem Teleostier außerordentlich interessante Verhältnisse, welche gleich hier kurz erwähnt werden sollen. Der Vorderhirnventrikel zieht sich schlauchförmig nach vorn aus bis in den vordersten Teil der Schädelhöhle und überragt das Gehirn um ein Beträchtliches. Dieser sehr weit peripheriewärts ausgestülpte Ventriculus communis stellt das Parapinealorgan von *Cyclothone* dar (Fig. 1, 3; *E''*).

Die Basalganglien sind durch die Commissura interlobularis seu anterior untereinander verbunden und dienen den Pedunculi cerebri zum Ursprung, welche durch das Zwischenhirn und Mittelhirn spinalwärts laufen (Fig. 14 *c.a*).

Mundwärts gehen die Corpora striata, sich gleichmäßig verjüngend, kontinuierlich in die kleinen und unbedeutenden Bulbi olfactorii über, ohne daß es möglich wäre, eine scharfe Grenze anzugeben (Fig. 11 *Bol*). Die Riechlappen liegen unmittelbar vor den Stammlappen und sind solide Gebilde.

Cyclothone gehört also in Beziehung auf das Verhalten der Riechlappen zum Vorderhirn, wie die größte Mehrzahl der Knochenfische, dem »Salmonidtypus« an (Rabl-Rückhard, 1883, S. 297). Die dünnen und sehr langen Riechnerven entspringen lateral, vorn und unten aus den Bulbi olfactorii (Fig. 1, 3; *ol*) und legen bis zu ihrem Austritt aus der Schädelhöhle noch einen langen Weg in derselben zurück.

Das Zwischenhirn

(Diencephalon, Thalamencephalon, Thalamus, Lobus opticus, primäres Vorderhirn).

Im allgemeinen ist das Zwischenhirn bei den Teleostiern zwischen Vorder- und Mittelhirn in die Tiefe gerückt und infolge seiner versteckten Lage »von außen kaum je gut sichtbar« (Edinger, 1900, S. 135); bei *Cyclothone* dagegen tritt es frei und unbedeckt zutage und ist auch auf der Dorsalfläche zwischen Vorder- und Mittelhirn deutlich erkennbar (Fig. 1, 3; *Z.H*).

Stieda (1873, S. 446) sagt hierüber: »den darauf — er meint das Vorderhirn — folgenden Teil, welcher bei den meisten Knochenfischen von den Lobi optici bedeckt ist (z. B. *Esox luc.*), bei andern Knochenfischen (*Polypterus bichir*) und bei Knorpelfischen aber frei

und unbedeckt ist, welchen Baer als Zwischenhirn, Joh. Müller als Lobus ventriculi tertii auffaßt, nennt Gegenbaur »eine Längskommissur — eine Verbindung mit dem Vorderhirn«.

Man kann an dem Zwischenhirn von *Cyclothone* nach dem Vorgange Edingers (1900, S. 136) die im wesentlichen bei allen Tieren nachweisbaren drei Abschnitte: einen dorsalen, den sog. Epithalamus, einen ventralen, sog. Hypothalamus, und zwischen beiden den eigentlichen Thalamus auseinanderhalten.

Der Epithalamus von *Cyclothone* weicht durch seine offene Lage von dem normalen Verhalten ab. Er beginnt mit dem Auftreten der Habenularganglien (Fig. 1, 3; *Gh*), den »Eigenganglien des Epithalamus« (Edinger, 1900, S. 140) oder Tubercula intermedia Gottsches (1835, S. 455). Die Haubenganglien befinden sich also in weit vorgerückter Lage, am Vorderende des Epithalamus, während sie im allgemeinen weiter nach hinten liegen, »am hinteren Seitenrand der dorsalen Zone« des Zwischenhirns (Wiedersheim, 1902, S. 211; Ahlborn, 1883, S. 228; Haller, B., 1898, Bd. 26, Taf. XVI Fig. 41 [*Salmo fario*] *gh*). Auch bei *Argyropelecus* bestehen die Tubercula intermedia aus zwei »asymmetrischen Gebilden (Taf. IV Fig. 7 *Gh*), die, nach hinten und unten zwischen den Lobi optici verlaufend, in die Thalami übergehen« (Handrick, 1901, S. 7).

Es handelt sich bei diesem Tiefseefischchen um zwei paarige rundliche Gebilde, welche medial miteinander durch die nach Edinger (1900, S. 141) stets vorhandene Habenularkommissur verbunden sind und dem Zwischenhirn dorsal aufliegen (Fig. 15 *Gh*, *c.h*). Bezüglich ihrer Ausbildung konnte ich bei zehn Exemplaren von *Cyclothone acclinidens* verschiedene Resultate ermitteln. Bei zwei Exemplaren war das linke Ganglion habenulae stärker entwickelt als das rechte, bei weiteren zwei Tieren waren beide Ganglien einander ungefähr gleich, während die andern sechs deutliche Asymmetrie zeigten, indem das rechte Ganglion sich stärker entfaltet erwies als das linke. — Auf der dorsalen Gehirnansicht (Fig. 1 *Gh*) habe ich mir erlaubt, den mittleren Fall darzustellen. — Es kommen bei *Cyclothone* also alle drei Möglichkeiten vor, doch überwiegt die Asymmetrie, und zwar mit stärkerem Ganglion dextrum habenulae. Handrick (1901, S. 7) findet bei *Argyropelecus* konstant Asymmetrie mit stärkerem rechten Ganglion, wohingegen Haller (B., 1898, Bd. 26, S. 574) die Behauptung aufstellt, daß nach seinen Erfahrungen bei Knochenfischen eine Asymmetrie nicht vorkomme, sondern durchaus symmetrische Verhältnisse, wie bei den Salmoniden. Bei adulten

Knochenfischen teilt auch Goronowitsch (1888, S. 142) diese Ansicht. Er fährt dann fort: »Es ist aber von Interesse zu notieren, daß ich bei Salmonidenembryonen die Anlage des rechten Ganglions in einem gewissen Stadium immer größer fand als die Anlage des linken. Es hat sich also im embryonalen Zustande des Gehirns der Knochenfische dieser primitive Charakter erhalten.« Dieses gilt für *Cyclothone* zeitlebens.

Ahlborn (1883, S. 227) bei *Petromyzon*, Goronowitsch (1888, S. 436) bei *Acipenser* und *Amia* (S. 442), Edinger (1900, S. 140) bei vielen niederen Vertebraten treten für Asymmetrie der Habenularganglien ein.

Dem stärkeren Ganglion habenulae dextrum von *Cyclothone* liegt dicht neben der Mediane der kölbchenförmig angeschwollene proximale Endteil des Pinealorgans auf, welcher sich dann in der Substanz dieses Ganglions verliert (Fig. 14 *E'st*, *Gh*). Es dient also dem Pinealorgan, der eigentlichen Epiphysis cerebri, als Unterlage; man kann es daher mit Ahlborn (1883, S. 229) als »Zirbelpolster« bezeichnen. Diese Bezeichnung im Ahlbornschen Sinne ist jedoch nicht mit dem zu verwechseln, was man neuerdings unter diesem Namen versteht (Gaupp, 1898, S. 231). Die Vermutung, daß die stärkere Entwicklung des rechten Ganglion habenulae in irgendwelchem Zusammenhange mit der verdickten Pars proximalis des Pinealorgans steht, ist wohl nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen.

Die Haubenganglien verlaufen nach hinten und verschmelzen mit der übrigen Masse des Zwischenhirns ohne scharfe Abgrenzung (Fig. 1). Das Zwischenhirn setzt sich nunmehr, an Höhen- und Breitendimension zunehmend, gegen das Mittelhirn fort, wobei seine dorsale Oberfläche anfangs eine schwache Wölbung aufweist, welche aber bald in der dorsalen hinteren Region des Epithalamus einer tief einschneidenden medianen Längsfissur Platz macht. Diese ruft eine deutliche Zweiteilung am Endabschnitt des Epithalamus hervor und setzt sich auf das Tectum mesencephali fort, dasselbe in zwei symmetrische Hälften zerlegend (Fig. 1 *Z.II*, *M.II*). Das Mittelhirn grenzt sich durch Hervorwölbung seines Daches deutlich von dem vor ihm liegenden Diencephalon ab.

Die Epiphysen.

Der Pinealapparat von *Cyclothone* besteht, ähnlich wie bei *Argyropelecus* (Handrick, 1901, S. 41) und bei *Petromyzon* (Ahlborn,

1883, S. 232), aus zwei selbständigen Epiphysen, welche während ihres ganzen Verlaufes unmittelbar aufeinander liegen (Fig. 1, 3; *E'*, *E''*). Das obere Gebilde, welches der eigentlichen Epiphysis cerebri entspricht, nenne ich mit Handrick (1901, S. 37 ff.) Pineal- und das untere Parapinealorgan.

Der ganze Pinealapparat ist außerordentlich in die Länge gezogen und überragt das Vorderende des Gehirns um eine große Strecke, ein Verhalten, was wir namentlich bei der Epiphyse der Selachier ausgeprägt finden (bei den Haifischen Gaupp, 1898, S. 236; Zeichnungen von Cattie, 1882, Pl. IV Fig. 8). Ehlers (1878) war der erste, welcher über die Zirbel bei den Haien und Rochen, und zwar *Acanthias* und *Raja*, sorgfältige und genaue Angaben machte. In bezug auf die lange Ausdehnung und die sehr weit peripheriewärts vorgeschobene Lage der Zirbel ist sie dem Pinealapparate von *Cyclothone* ähnlich. Bei den Knochenfischen *Callichthys* (*asper* und *littoralis*) beschreibt Klinckowström (1893) eine sehr lang ausgezogene Zirbel. Vergleicht man seine Abbildung (1893, Fig. 3 *a*, S. 563) von *Callichthys asper* mit meinen Zeichnungen Fig. 8, 9, so bemerkt man in Beziehung auf die Lage zu den Nn. olfactorii ganz ähnliche Zirbelverhältnisse. Allerdings besitzt *Callichthys* kein Parapinealorgan, und weist auch in bezug auf die Lage des Zirbelendstückes Verschiedenheiten auf, welche weiter unten genauer besprochen werden.

Die Epiphysen treten bei *Cyclothone* an dem Vorderende des Gehirns in der Medianlinie frei hervor und durchsetzen zusammen mit den Riechnerven und eine kurze Strecke auch noch mit den Sehnerven (Fig. 3 *ol*, *op*) den vorderen Schädelraum, in schwachem Bogen nach vorn oben zum Schädeldach aufsteigend, um dort, weit vor dem Vorderhirn, mit ihren distalen Endteilen (*E'*, *E''*) dicht unter dem Gewölbe des Craniums abzuschließen. Beide Gebilde werden in ihrer ganzen Ausdehnung von einer eng anliegenden Ausstülpung der Gehirnhaut umhüllt, welche sich auch auf die Nervi olfactorii ausbreitet.

Das Pinealorgan von *Cyclothone*, die eigentliche Zirbel, Glandula pinealis, ist viel weniger entfaltet als bei *Argyropelecus* (Handrick, 1901, Taf. II Fig. 1 *E*, Taf. IV Fig. 12 *E*). Es entspringt mit einer kölbchenförmigen Anschwellung dicht neben der Mittellinie auf dem rechten Ganglion habenulae (vgl. S. 619) und hat, wie die Haubenganglien, eine weit nach vorn gerückte Lage (S. 618). Bezüglich der Verschiebung des Pinealorgans

nach vorn trifft für *Cyclothone* die Beschreibung von Fritsch (1878, S. 19) zu: »Die Vergleichung der Lagerungsverhältnisse ergibt, daß die Zirbel unter dem Einflusse der vorwärts gerichteten Streckung des Medullarrohres steht und den rudimentären Hemisphären benachbart bleibt, anstatt auf das Mittelhirn zurückgedrängt zu werden, wie beim Säugetier (S. 20). Sie — gemeint ist die Zirbel der Knochenfische — bezeichnet gewissermaßen die Grenzmarke zwischen dem Vorder- und Zwischenhirn.« Nach der allgemeinen Anschauung dagegen liegt sonst die Zirbel auf der Grenze zwischen Mittel- und Zwischenhirn, unmittelbar vor der Commissura posterior und unmittelbar hinter den Habenularganglien (Haller, B., 1898, Bd. 26, S. 569).

Man kann an dem Pinealorgane von *Cyclothone* drei Abschnitte unterscheiden: eine proximale oder cerebrale, eine mediale oder mittlere (Pars intermedia) und endlich eine distale oder, weil an das Schädeldach angeschlossen, cranielle Strecke (Ehlers, 1878).

Der Stiel des Pinealorgans (Fig. 1 *E'st*) geht aus dem kölbchenförmig angeschwollenen proximalen Ende desselben (Fig. 14 *E'st*) als dünner, fadenförmiger solider Strang hervor, liegt in seinem proximalen Abschnitt unmittelbar dem Großhirnmantel auf (vgl. S. 617) und verläuft in der Mittellinie nach vorn. In seinem mittleren Teile zieht er dicht über dem Parapinealschlauch (S. 624), allmählich ein wenig nach rechts abweichend, nach vorn und oben, um schließlich in den verdickten, sog. distalen Endteil (*E'*) überzugehen (Fig. 1, 6, 8, 9—12, 13, 14; *E'*, *E'st*, *E'nd*). Letzterer hat die Gestalt einer plattgedrückten Birne und heftet sich an die Innenseite des Schädeldaches an, dort, wo die Epiphysarspange (vgl. S. 608) liegt. Dieselben Insertionsverhältnisse für die Epiphyse findet Sagemehl bei den Characiniden und Cyprinoiden (1891, S. 511). Nach seiner Angabe (1885, S. 41, 42) weist auch die hintere knorpelige Begrenzung der Präfrontallücke bei den Haifischen ein ähnliches Verhalten wie die Epiphysarspange auf. Gaupp (1898, S. 236) führt aus, daß bei den verschiedenen Selachierformen die Lage des verdickten Endstückes »nicht ganz gleichartig« ist. »Bei *Raja* und *Scyllium* liegt die Pars cranialis im Gebiete der Präfrontallücke«, und zwar bei *Raja* sogar extracraniell; bei den andern untersuchten Haien dagegen intracraniell, und zwar in einem hinter der Präfrontallücke gelegenen besonderen Foramen des Schädelknorpels. Sowohl ein Foramen pineale (Gaupp, 1898, S. 240) als auch eine Grube im Primordialcranium der Plagiostomen geben

Ehlers (1878, S. 612, 613) und Cattie (1882, S. 166, 167) an. Eine Öffnung oder eine Grube im Schädeldache für das Pinealorgan scheint überhaupt bei den Fischen ziemlich verbreitet zu sein. Die Siluriden besitzen nach Klinckowström (1893, S. 561, 562) ein solches Foramen, ferner *Callichthys* (*asper* und *littoralis*) ein stattliches Pinealloch. Cattie macht aufmerksam auf das Vorhandensein einer Grube des knorpeligen Schädeldaches bei *Esox lucius*, *Alausa vulgaris* und *Trutta salar*, während die Epiphyse bei Gadiden und *Lota* nur der Innenfläche des Schädeldaches anliegt; bei *Tinca vulgaris* findet er ebenfalls keine Pineallücke (1882, S. 152). Rabl-Rückhard (1883, S. 283) beschreibt für das Pinealorgan von *Trutta fario* »eine Vertiefung des knorpeligen Teils des Frontale«, Hill (1894, S. 248) eine solche bei *Salmo purpuratus*. Burckhardt (1892) konstatiert bei *Protopterus* eine durch das Frontoparietale verdeckte Lücke im Chondrocranium, Goronowitsch (1888, S. 435) und Cattie (1882, S. 139) schildern bei *Acipenser* eine Nische im Knorpelcranium für das verbreiterte Epiphysenendstück.

Der plattbirnenförmige Endteil des Pinealorgans bei *Cyclothone* hat stets dieselbe enge Lagebeziehung zu dem Parapinealorgan; er liegt demselben mit seiner etwas konkaven Fläche unmittelbar fest auf und greift mit seinen Rändern etwas über, während er seine leicht konvexe Oberfläche der Epiphysarspange zukehrt (Fig. 6, 7; *E'nd*). Diese enge Übereinanderlagerung, wie sie sich im distalen Endteile der beiden Epiphysen bemerkbar macht, wird während ihres ganzen Verlaufes, also auch in der Pars intermedia und proximalis, beibehalten.

Was den histologischen Bau des pinealen Endstückes betrifft, so hat »das Gewebe des Pinealorgans den Charakter des Nervengewebes großenteils eingebüßt«, wie bei *Argyropelecus* (Handrick, 1901, S. 40). Bei der Behandlung des Objektes mit Pikrinsäure tritt eine körnige Grundsubstanz auf, welche namentlich in der Mitte deutlich zutage tritt, während ringsum am Rande die Kerne gruppiert sind (Fig. 7 *E'nd*).

Das distale, plattbirnenförmige Endstück des Pinealorgans wendet sich später ein wenig nach rechts und verläuft dann, alsbald in den Stiel sich ausziehend, auf der rechten Seite des Parapinealorgans und strebt der Medianlinie zu (Fig. 1 *E'*, *E'st*). Der solide Stiel liegt in seinem mittleren Abschnitt in der Mittellinie und endet cerebralwärts mit einer kölbchenförmigen Verdickung dicht neben der Mittellinie

auf dem Ganglion habenulae dextrum (S. 619), in dessen Masse verschwindend. Er »ist in seiner ganzen Ausdehnung solid und zeigt keine Spur eines Hohlraumes« (Handrick, 1901, S. 37). Der distale Endteil (*E'nd* Fig. 6, 7) ist gleichfalls vollständig massiv, ein Lumen ist nirgends ersichtlich. Cattie (1882) schildert ebenfalls fast überall bei den von ihm in großer Anzahl untersuchten Knochenfischen und Ganoiden vollkommen massive Pinealorgane. Bei *Argyropelecus* ist der Stiel ebenfalls solid, aber der distale, hutpilzförmige Endteil des Pinealorgans hat einen spaltförmigen Hohlraum mit geringem Lumen (Handrick, 1901, S. 38). Die Zirbel bei *Callichthys* (*asper* und *littoralis*) besteht nach Klinckowström (1893, S. 563) aus einem schlauchförmigen proximalen, einem mittleren fadenförmigen Teil und einem kolbenförmigen Endstück, welch letzteres manchmal noch Spuren eines Lumens zeigt, gewöhnlich aber mit Zellen gefüllt ist. Hill (1894, S. 248) äußert sich darüber bei einem 16 cm langen *Salmo purpuratus*: »The distal part and the distal portion of the stalk retain the cavity, but the proximal portion of the stalk (not shown in the figure) has become solid.« Ehlers (1878, S. 609) und Cattie (1882, S. 106) sind in Beziehung auf den Hohlraum in dem Pinealorgan bei den Plagiostomen verschiedener Ansicht.

Einen ganz neuen Befund — wenigstens habe ich nichts diesem Vergleichbares in der mir vorliegenden Literatur entdecken können — habe ich bezüglich des Zirbelnerven, Tractus pinealis, zu verzeichnen. Aus dem birnförmigen Endteil des Pinealorgans von *Cyclothone*, und zwar an der Stelle, wo es in den Stiel sich verjüngt, treten zwei feine Nervenstämmchen hervor, welche, nicht immer in gleicher Höhe, zum Gehirn ziehen (Fig. 9, 10; *N.E'*). Es handelt sich also bei meinem Untersuchungsobjekte um zwei symmetrische Pinealnerven, welche zu beiden Seiten des Parapinealschlauches liegen. Hill (1894, S. 250, 251) hat den Pinealnerven für die Teleostier zuerst nachgewiesen. Aber von zwei symmetrischen Pinealnerven, einem rechten und linken, wie bei *Cyclothone*, ist nicht die Rede. Wohl aber fand man zwei symmetrische Parietal- oder Parapinealnerven, und zwar bei den Sauriern. Klinckowström (1893, S. 266, 267) machte bei drei 18 Tage alten Embryonen von *Iguana tuberculata* die Entdeckung von zwei symmetrischen Parietalnerven, einem rechten und einem linken, welche zum rechten bzw. linken Ganglion habenulae gehen; außerdem fand er noch in einem Falle einen Zirbelnerven, Tractus pinealis. Gaupp (1898, S. 262, 263) schreibt

darüber: »Noch eine weitere, nicht minder folgenschwere Entdeckung konnte Klinckowström an einem 18tägigen Embryo von *Iguana* machen: hier fand sich außer den zwei Parietalnerven noch ein eigentlicher hinterer Zirbelnerv. . . Dieser Tractus entspricht offenbar völlig dem Tractus pinealis, wie er bei den Fischen und Anuren besteht.«

Das Parapinealorgan weist ebenfalls bei diesem Tiefseeteleostier ein ganz eigenartiges Verhalten auf. Es ist, wie schon kurz mitgeteilt wurde, in der Tat nichts andres als eine Ausstülpung des Vorderhirnventrikels mit spindelförmig erweitertem Endstück (Fig. 1, 3; *E''*, *E''st*).

Die Höhle des Vorderhirns zieht sich nach vorn in eine Röhre aus und legt sich, in der Medianebene verlaufend, zwischen die Bulbi olfactorii, indem sie mit ihrer gewölbten Oberfläche ein wenig aus der Gehirnmasse heraustritt (vgl. S. 617, Fig. 11, 12). Am Vorderende des Gehirns tritt der ziemlich kräftig entwickelte Parapinealschlauch frei hervor und schwillt allmählich zu seinem spindelförmigen distalen Endteil an (Fig. 1, 3; *E''st*, *E''*). Das Parapinealorgan ist kräftiger entfaltet als das Pinealorgan und dient dem letzteren gleichsam als Unterlage (vgl. S. 621). Es ist ein in seiner ganzen Ausbildung von einem zentralen Längskanal durchzogener Schlauch, dessen Lumen beim Austritt vor das Gehirn ungefähr kreisrund ist und sich in seinem distalen Endteil in einen schlitzförmigen Spalt verengt. Die anfangs dünne Wandung des Parapinealorgans erfährt in dem spindelförmig verdickten, distalen Endteile eine wesentliche Verstärkung (Fig. 6—11).

Das Parapinealorgan von *Cyclothone* ist also wirklich eine Ausstülpung des Ventriculus communis mit einem spindelförmig erweiterten, sehr weit peripheriewärts verschobenen Endstück und befindet sich, wie schon wiederholt bemerkt, stets in derselben engen Lagebeziehung zu dem Pinealorgan.

Beide Epiphysenorgane sind gut vascularisiert.

Die Existenz eines Parapinealorgans bei den Teleostiern ontogenetisch nachgewiesen zu haben ist ein Verdienst Hills (1894, S. 239, Fig. 1—4). Er fand bei 7 mm langen Embryonen von *Salmo fontinalis* Mitch., *S. purpuratus* Pallas, *S. fario* L. zwei durch einen gemeinsamen Gang mit dem Zwischenhirnventrikel kommunizierende bläschenförmige Ausstülpungen des Zwischenhirndaches; sie liegen nicht

genau in der Mittellinie, sondern fast in einer Querebene, so daß man von einer vorderen linken und hinteren rechten sprechen kann. Letztere wird zur eigentlichen Zirbel, während erstere sich sehr bald vom Zwischenhirndache abschnürt und durch Aneinanderlagerung ihrer Wände zu einer links vom Zirbelstiel lagernden »soliden Zellkugel« wird. »In diesem rudimentären Zustande scheint sie zeitlebens erhalten zu bleiben« (Gaupp, 1898, S. 242).

Die beiden Epiphysen waren bei allen von mir untersuchten Individuen vorhanden. Ihre Ausbildung aber unterliegt bei den verschiedenen Individuen mancherlei Schwankungen, sowohl in Beziehung auf die Gestaltung der distalen Endteile und ihre Lage zur Epiphysarspange als auch in der Stärke des Parapinealschlauches, namentlich in seinem mittleren Teile, der oft ziemlich dünn wird.

Das birnförmige Endstück des Pinealorgans liegt in der Regel in seinem vorderen Abschnitt direkt mitten über demjenigen des Parapinealorgans (Fig. 1 *E'*, *E''*), wendet sich dann zur rechten Seite und geht in den fadenförmigen soliden Stiel (*E'st*) über, welcher weiter cerebralwärts zur medianen Lage zurückkehrt. Ob diese zum Teil extramediane Lage des Pinealorgans zu dem Parapinealorgan, als eine Bestätigung der Hillschen Hypothese (1894, S. 259), daß die Epiphysen ursprünglich nebeneinander gelegen haben, gelten kann, mag unentschieden bleiben.

Der Thalamus (Fig. 16, 17, 18; *Th*) liegt zwischen der Pars peduncularis des Mittelhirns und den Corpora striata partis peduncularis des Vorderhirns eingeschaltet und stellt somit das Verbindungsglied zwischen Mittel- und Vorderhirn dar. Er wird in der Hauptsache von den Pedunculi cerebri gebildet. Edinger (1900, S. 136) bezeichnet die zwischen Epithalamus und Hypothalamus liegende Hauptmasse des Diencephalon als Thalamus. In seiner Abhandlung über das Zwischenhirn der Selachier (1895, S. 8, 9) bestimmt er das Gebiet des Zwischenhirns nur ungenau (vgl. Haller, B., 1898, Bd. 26, S. 570) und 1900, S. 151, 152 sagt derselbe Autor bei dem Versuche, den Thalamus der Fische trotz aller Verschiedenheit seines Aussehens dem der höheren Vertebraten anzunähern, »daß von allen Hirnteilen niederer Vertebraten, . . ., keiner annähernd so große Schwierigkeiten für das Erkennen geboten hat, wie der Thalamus der Knochenfische«. Haller, B. (1898, Bd. 26, S. 590) dagegen macht bei der Forelle über den Thalamus bestimmte Angaben. Danach erstreckt sich dieser Teil des Zwischenhirns längs des ganzen Diencephalon. Rostralwärts geht der Thalamusteil »ganz kontinuierlich

und ohne jede Begrenzung in jenen Teil des Vorderhirns über, der für gewöhnlich als der Pedunculus cerebri bezeichnet wird, und liegt hier unter dem Striatum des Vorderhirns« (S. 591). Er setzt sich also rostralwärts »als Thalamusteil des Großhirns bis hinter die Commissura interlobularis fort«; »ventralwärts ist die Grenze des Thalamusteils durch die Postopticalkommissur gegeben« (S. 591). Diese Beschreibung läßt sich im allgemeinen auch für *Cyclothone* gebrauchen. Eine Grenze zwischen Thalamusteil und Basalteil des Mittelhirns, also die caudale Grenze läßt sich nicht sicher ziehen. »Es gehen hier Zwischen- und Mittelhirn unmittelbar ineinander über« (Edinger, 1895, S. 9). Über die Außenseite des Thalamus ziehen die Sehnerven hinweg. Der Thalamus begrenzt mit seinen inneren Seitenwänden den Ventriculus tertius, welcher eine direkte Fortsetzung des Ventriculus communis ist. Der dritte Ventrikel ist in seinem vom Thalamus umschlossenen Teile schlitzförmig gestaltet (Fig. 16, 17; *III*); etwas weiter nach hinten in der vorderen Querschnittsebene des Mittelhirns (Fig. 18) kommuniziert er mit der Höhle des Mittelhirns, dem sogenannten Aquaeductus Sylvii, und erweitert sich an der Basis zum Hohlraum des Infundibulums (Fig. 18 *I*), indem er seitlich eine geringe Ausstülpung erfährt, und setzt sich schwanzwärts kontinuierlich in die Höhle des Vasculärsackes fort (Fig. 19 *Sc*).

An der lateralen Wand des Thalamus befindet sich zwischen Lobus opticus und Lobus inferior bei *Cyclothone* jederseits ein mächtig entwickelter, kompakter Wulst (Fig. 2, 3, 18, 19; *Ll*), welchen auch Handrick bei *Argyropelecus* (1901, S. 8, Taf. I Fig. 2, 3, 5—8) und Haller, B. (1898, Bd. 26, S. 598, Taf. XIV Fig. 19—23, Taf. XVI Fig. 34, 35) bei *Salmo fario* beschreiben und darstellen. Letzterer bezeichnet diesen Wulst »in Ermangelung eines bisherigen Namens« als Lobus lateralis und betrachtet denselben als »differenzierten dorsalen Teil vom Lobus inferior«. Handrick, welcher diesen Lobus lateralis bei seinem Teleostier viel stärker entwickelt fand, als bei *Salmo fario*, kann sich dagegen »keinen genetischen Zusammenhang zwischen den beiden verschiedenen Lobi« vorstellen (Handrick, 1901 S. 8), sondern ist vielmehr der Ansicht, »daß der Lobus lateralis ein Gebilde sui generis ist, ein Produkt der Volumenzunahme der im Thalamus befindlichen Sehzentren, infolge der exzessiven Ausbildung der Augen«. Die Lobi laterales von *Cyclothone* sind ungefähr gleich stark entwickelt, wie diejenigen des *Argyropelecus* (Handrick, Taf. I Fig. 2) und überwiegen an Masse bei beiden Tiefseeteleostiern die Lobi inferiores. Sie sind von den

letzteren durch eine nach hinten sich vertiefende Längsfissur getrennt, in welcher bei *Cyclothone* eine Zeitlang der Nervus oculomotorius verläuft. Auch Haller, B. (1898 Bd. 26, S. 598, Taf. XIV, Fig. 20 *N. III*) schildert ähnliche Verhältnisse bezüglich des Nervus oculomotorius. Bei *Argyropelecus* nimmt der dritte Hirnnerv zwischen den hinteren Abschnitten des Lobus inferior und Lobus lateralis aus der Pars peduncularis des Mittelhirns seinen Ursprung (Handrick, 1901 S. 11, Taf. II Fig. 1 *oc*).

In Beziehung auf die Entstehung des Lobus lateralis kann ich bei *Cyclothone* den beiden angeführten Hypothesen nicht beipflichten. Gegen die Ansicht Hallers spricht das ungleiche Größenverhältnis der beiden Lappen, so daß man bei meinem Knochenfische wohl eher daran denken könnte, der Lobus inferior wäre eine Differenzierung, ein ventraler Teil des Lobus lateralis (Fig. 2, 3; *Ll*, *Li*), als umgekehrt. Desgleichen kann dieser seitliche Lappen kein Produkt der Volumenzunahme der im Thalamus befindlichen Sehzentren sein, denn *Cyclothone* hat verhältnismäßig kleine Augen und schwache Nervi optici.

Ob dem Nervus oculomotorius bei der Differenzierung des Lobus lateralis und Lobus inferior ein ursächliches Moment zuerkannt werden darf, wage ich nicht zu entscheiden.

Malme (1891, S. 10) beschreibt bei in Spiritus aufbewahrten Clupeiden eine an jedem Lobus inferior in der Mitte des Randes verlaufende tiefe Furche, in welcher der Nervus oculomotorius liegt. Hierüber äußert er sich: »Es ist zweifellos das Zusammenziehen dieses Nerven, was das Vertiefen der Furche verursacht.«

Der Hypothalamus (Fig. 2, 3; *Hth*) oder Infundibularteil von *Cyclothone* ist stark entwickelt und nimmt mit seinen charakteristischen Ausstülpungen an der Bildung der Hirnbasis einen unverkennbaren Anteil. Er erstreckt sich weit nach hinten unter das Mittelhirn, wo er ungefähr in derselben Querebene, wie das Tectum mesencephali, seinen Abschluß findet durch seinen am weitesten nach hinten reichenden Abschnitt, den Saccus vasculosus (Fig. 3 *Sv*). In seinem vorderen ventralen Grenzgebiete begegnet man immer dem Opticuschiasma, dessen eigentümliche Verhältnisse bei den Nervi optici ihre Würdigung finden. Dicht hinter dem Chiasma stößt man auf die ziemlich kräftige Commissura transversa Halleri seu postoptica (Haller, B., 1898, Bd. 26 S. 572). Ein wenig weiter schwanzwärts liegt das Infundibulum, der Trichter (Fig. 3, 16, 17; *c.t*, *I*).

Der Trichter ist nach unten und vorn zu einem Stiele

ausgezogen, dem die Hypophysis cerebri, der sogenannte Hirnanhang, aufsitzt. Letztere kommt demzufolge weit vor das Infundibulum in eine Öffnung im Basalknorpel des Neurocraniums, der sogenannten Pituitargrube oder dem Hypophysarfenster, zu liegen (vgl. S. 611).

Schon Gottsche (1835, S. 435) schildert dieses Verhalten: »Die Hypophysis liegt bei den Fischen ebenfalls in einer Art Türkensattel, und reißt, wenn man nicht vorsichtig zu Werke geht, bei einzelnen *Cyprinus*-Arten sehr leicht ab, bei andern Arten, als *Gadus*, läßt sie sich leicht aus der Basis cranii heben.« Haller, B. (1898, Bd. 25 S. 56) berichtet bei mittelgroßen, etwa 20 cm langen Forellen (*Salmo fario* und *irridens*), daß die Hypophyse sich »in einer muldenförmigen Vertiefung zwischen Basi- (Fig. 5 *bsph*) und Präsphenoid« befindet. »Somit ist auch bei Knochenfischen, ähnlich wie bei den Sauriern, im Sphenoid eine Hypophysenfontanelle vorhanden.« Die Hypophyse behält »bei den Salmoniden zeitlebens die embryonale Lage« bei (Haller, B., S. 60, Taf. II Fig. 5), wodurch eine Vereinigung der beiden Sphenoidteile verhindert wird. »Dieser Zustand ist wohl ein ursprünglicher, denn er kommt in gewisser embryonaler Periode auch bei den Selachiern in dieser Weise vor, verschwindet aber später mit dem Verwachsen der beiden Sphenoidknorpel« (Haller, B., S. 60). Bei *Cyclothone* behält die Hypophysis cerebri diese embryonale Lage zeitlebens, wie bei den Salmoniden. Nach der Ansicht Gaupps (1900, S. 239) enthält dagegen die Hypophysargrube die Hypophyse bei *Amia* und vielen Teleostiern nicht (vgl. S. 611).

Bei den Cyprinoiden (1891, S. 42) und bei den Characiniden (1891, S. 43) teilt Malme ähnliche Verhältnisse wie bei *Cyclothone* mit. Das Infundibulum ist nach vorwärts ausgezogen und die Hypophyse liegt bei den Cyprinoiden in einer tiefen, bei den Characiniden in einer seichten Grube am Schädelboden. Bei diesen Formen mit ausgezogenem Infundibulum fehlt aber im Gegensatz zu *Cyclothone* eine Infundibulardrüse vollständig (Malme, 1891, S. 43).

Gottsche unterscheidet an der Hypophyse zwei Teile: einen Kern und eine diesen umgebende Membran. Der Kernteil tritt mit dem Infundibulum durch einen verschieden langen Stiel in Verbindung, welcher bei *Lophius piscatorius* seine extremste Länge erreicht. Er vergleicht die Hypophyse sehr ansprechend mit »einem Fötus an der Nabelschnur« und spricht in diesem Falle von einer »Hypophysis pedunculata« (1835, S. 433). Es fand sich ein sehr

langer Stiel, welcher ungefähr die doppelte Länge der großen Hypophyse besaß, bei *Clupea alosa* Linn. et Bl. (1835, S. 431).

Über die Beschaffenheit des sehr langen Stieles der Hypophyse erfahren wir von Fritsch (1878, S. 23, Fig. 17, 18 Taf. II), daß das Infundibulum bei *Lophius piscatorius* in enormer Weise schlauchförmig verlängert ist. Die Lage, welche die Hypophyse in diesem Falle zum Sphenoid einnimmt, wird nicht geschildert. — Bei *Cyclothone* ist der Verbindungsstrang zwischen Hypophyse und Infundibulum, der Hypophysenstiel (Fig. 3, 16; *Hyst*), dagegen vollkommen solid und zeigt deutliche Nervenstruktur. Ein Lumen ist nirgends ersichtlich. Es handelt sich bei meinem Fischchen um einen ziemlich kräftig entwickelten, vollkommen nervösen Hypophysenstiel, welcher ungefähr die Länge der bohnenförmigen Hypophyse hat und sich tief in der Substanz der Pituitardrüse besenreiserartig ausbreitet (Fig. 13 *Hy*).

Nach Haller, B. (1898, Bd. 25, S. 56, 57) zerfällt die Hypophyse der Forelle in einen vorderen und einen hinteren, auch geweblich unterscheidbaren Abschnitt. Im Gewebe des hinteren Teils (Haller, Taf. II Fig. 5, 6 *y*) findet er »zahlreiche Nervenfasern, die von dem nervösen Abschnitt der Lamina postoptica (Fig. 5, 6 *y*), der ja auch Ganglienzellen enthält, kommen und sich hier verästeln« (S. 59, 60). »Sie sind offenbar dazu bestimmt, das Drüsengewebe der Hypophyse zu innervieren.«

Die in der Pituitargrube nach oben strebenden inneren Carotiden versorgen die Hypophyse mit Blut und verlaufen zu beiden Seiten des Hypophysenstieles nach hinten (Fig. 16 *Hyst*, *Bl*), (vgl. Haller, B., 1898, Bd. 25, S. 60).

Der Saccus vasculosus von *Cyclothone* (Fig. 2, 3, 19; *Sc*) ist eine aus dem Ende des Infundibulums hervorgegangene verzweigte, tubulöse Drüse. Schon Rabl-Rückhardt (1883, S. 316) hat den drüsigen Bau des Vascularsackes richtig erkannt und führt die zweckmäßige Bezeichnung Infundibulardrüse dafür ein. Der Saccus vasculosus ist bei meinem Objekt wohl entwickelt und liegt zwischen den beiden Lobi inferiores eingekeilt, welche er ein wenig nach hinten überragt. Er stellt nach seiner äußeren Form ein vorn etwas eingezogenes Gebilde mit abgerundetem hinteren Ende dar und besitzt ein sagittal gestelltes medianes Lumen, welches, wie schon angegeben, mit dem Trichter in offener Verbindung steht.

Die Lobi inferiores (Fig. 2, 3, 19; *Li*) sind zwei laterale Hervor-

wölbungen der Seitenwand des Infundibulums und erstrecken sich, wie die Infundibulardrüse, zu beiden Seiten derselben schwanzwärts unter den Basalteil des Mittelhirns. Sie haben eine glatte Oberfläche und sind vollkommen solide Gebilde. Von einem Lumen ist keine Spur zu beobachten. HANDRICK (1901) dagegen hat auf Taf. I Fig. 7 *Li* einen Hohlraum eingezeichnet. Nach CUVIER (1828, S. 427) haben die Lobi nur selten einen Ventrikel, während GOTTSCHE (1835, S. 290) bei den von ihm untersuchten Fischen stets einen solchen fand, welcher bei *Esox lucius* L. und *Trigla Gurnardus* L. in den Trichter zu münden schien. Von andern Autoren werden die unteren Lappen wieder als solid bezeichnet.

Das Mittelhirn

(Mesencephalon, Corpora bigemina) (Fig. 1—3 *M.H*) ist bei *Cyclothone* im Verhältnis zu den kleinen Augen und den dünnen Sehnerven ungewöhnlich stark zur Entfaltung gelangt. Dieser Befund steht in geradem Widerspruche mit der Behauptung GOTTSCHES (1835, S. 262): »Schließlich bemerken wir noch die interessante Tatsache, daß kleine Augen und kleine Lobi optici sich bedingen.« Doch schon MALME (1891, S. 10) wendet sich gegen diesen Satz GOTTSCHES und erklärt, daß derselbe nicht »als ein allgemeines Gesetz aufgestellt werden« kann. Zur Begründung führt dieser Autor auch hierher passende Fälle an: »*Ammodytes tobianus* (III, 44a) hat ziemlich kleine Augen, und doch sind die Lobi optici verhältnismäßig sehr groß. Mehrere Exemplare derselben Art können angeführt werden.« Bei *Sebastes viviparus* (I, 11) fand er umgekehrt, daß trotz der großen Augen das Mittelhirn dieses Fisches das Vorderhirn an Breite nur sehr wenig übertrifft.

Das *Cyclothone*-Hirn hat in der Mittelhirnregion seine größte Breitenausdehnung erlangt, aber in bezug auf die Höhendimension wird dieser Hirnteil noch vom Stammteil des Hinterhirns überragt.

An dem Mesencephalon kann man auch bei *Cyclothone* einen Dachabschnitt, Tectum opticum, Tectum mesencephali seu Lobi optici, von dem durch die Pedunculi cerebri gebildeten basalen Abschnitt, der Pars peduncularis, wohl unterscheiden (Fig. 1—3, 18, 19; *T.op*). Das Gewölbe des Mittelhirns ist, wie bei allen Knochenfischen, durch eine scharf ausgeprägte mediane Längsfurche in zwei symmetrische Hälften geschieden. Im Vergleich zu der starken Ausbildung des Tectum opticum bei andern Knochenfischen, z. B. *Rhodeus amarus* (EDINGER, 1900, S. 126, Fig. 183),

Salmo fario (Haller, B., 1898, Bd. 26, Taf. XIII, XIV), *Cyprinus carpio* (Mayser, 1882, Taf. XIX Fig. 35, Taf. XXI Fig. 48, 49) ist das Tectum mesencephali bei *Cyclothone* bedeutend schwächer entfaltet und ragt vor allem nicht so weit nach unten, daß es noch seitlich beiderseits die Mittelhirnbasis umfaßt und darüber herabhängt. Es ist aber von einer verhältnismäßig stärkeren Hirnmasse aufgebaut als bei *Salmo* und *Cyprinus*, was auch Handrick von *Argyropelecus* berichtet (1901, S. 8) und als eine Folgeerscheinung der exzessiven Augenausbildung ansieht. Dieser Grund ist für *Cyclothone* nicht stichhaltig, da die Augen hier verhältnismäßig gering entwickelt sind. Die Zunahme der Hirnsubstanz erfolgt wesentlich auf Kosten des Ventrikelraumes innerhalb der Corpora bigemina (Handrick, 1901, S. 8). Die Sylvische Wasserleitung ist bei *Cyclothone* sehr gering ausgeprägt (Fig. 18, 19).

Das Dach des Mittelhirns ist bei *Cyclothone* unvollständig. In seinem hinteren Abschnitt weichen die beiden Lobi in der Medianebene, allmählich dünner werdend, auseinander, um dem sich hereinstülpenden Stammteil des Hinterhirns Platz zu machen, während der Basalteil bzw. die Tori semicirculares Halleri noch weiter nach hinten reichen (Fig. 1, 3; *T.op*, *Tsc*). Eine Unvollständigkeit des Tectum mesencephali ist auch Malme (1891, S. 10, 11) aufgefallen »bei den Fischen, deren Cerebellum nach vorn gerichtet und an das Mittelhirn gedrückt ist«. Er schreibt darüber: »Ich kann hier nicht unterlassen, die Aufmerksamkeit darauf zu lenken, daß das Dach der Lobi optici zuweilen unvollständig ist.« Einen ähnlichen Befund hat Klaatsch bei einigen Cypriniden, wo diese Abnormität wahrscheinlich auf die starke Entwicklung der Valvula cerebelli zurückzuführen ist. Dieser Autor bildet bei *Cyprinus carpio* Fig. 84 (1850) ein Tectum opticum ab, welches das von *Cyclothone* an Unvollständigkeit noch weit übertrifft, wie man aus der Linie *a* seiner Zeichnung, die den »Margo posterior tectorum loborum opticorum« darstellt, sehr wohl ersehen kann. Im Gegensatz zu diesem reduzierten Mittelhirndach gelangen die Tori semicirculares Halleri, wie auch bei *Cyclothone*, mächtig zur Entwicklung (Fig. 84, 85; *C*). Ich komme bei Beschreibung dieser Gebilde darauf zurück.

Ein Torus longitudinalis wird bei *Cyclothone* vollständig vermißt im Gegensatz zu andern Knochenfischen, z. B. *Salmo fario* (Haller, B., 1898, Bd. 26 Taf. XIV *tl*) und *Gobio fluviatilis* (Mayser, 1882, Taf. XXI Fig. 46 *Tor.long*), wo er aus zwei Wülsten besteht, welche in der Pfeilrichtung am Tectum mesen-

cephali verlaufen und weit in den Hohlraum der Lobi optici hineinragen. Bei *Argyropelecus* fand Handrick (1901, S. 9, Taf. I Fig. 4—6) nur einen einfachen Wulst (*Tlo*).

Obgleich der Torus longitudinalis vollständig fehlt und auch die Valvula cerebelli nicht in den Hohlraum der Lobi optici hineinragt, ist derselbe dennoch verhältnismäßig eng, was wohl lediglich auf die Zunahme der Hirnsubstanz des Tectum mesencephali zurückzuführen ist.

Lateral von der schwach entwickelten Valvula trifft man zwei sehr starke, gewölbte Wülste, welche die Valvula umfassen. Es sind die Tori semicirculares Halleri (Fig. 20 *Tse*, *Valc*.). Mayser gibt von diesen Gebilden folgende Definition (1882, S. 271): »Jedenfalls sind die Tori semicirculares partielle Verdickungen der Basis und Seitenwand des Mittelhirns in seinen hinteren Abschnitten.« Bei *Cyclothone* sind sie unverhältnismäßig stark entwickelt und treten frei hervor, während sie im allgemeinen von den unteren seitlichen Abhängen des Tectum opticum vollkommen verdeckt werden (Mayser 1882 bei *Cyprinus carpio* Taf. XXI Fig. 48 *Tor.sem.*; Edinger 1900, S. 126 Fig. 83 bei *Rhodeus amarus* und Haller, B. bei *Salmo* 1898, Bd. 26 Taf. XIII, XIV *p*). Auf weiter schwanzwärts gelegenen Querschnitten sieht man, wie die Tori semicirculares bei *Cyclothone* plötzlich absetzen. Unmittelbar dahinter entspringt der Nervus trochlearis (S. 642). Ein ähnliches Bild der Tori entwirft Klaatsch (1850, Fig. 84, 85; *C*) von *Cyprinus carpio*. Sie kommen an Mächtigkeit denen von *Cyclothone* wohl gleich und sind wie diese deutlich von dem Tectum mesencephali abgegrenzt (vgl. Fig. 1—3 *Tse*).

Die Pars peduncularis des Mittelhirns besitzt an ihrer Ventrikelfläche eine Längsfurche (Fig. 19, 20, 21; *Lf*), welche Handrick (1901, S. 9) bei *Argyropelecus* mit folgenden, genau für *Cyclothone* passenden Worten beschreibt: »Im Boden des durch die Lobi optici gebildeten Hohlraumes, in der Pars peduncularis des Mittelhirns, beginnt gleichfalls eine Längsfurche, welche bei *Argyropelecus* während ihres Verlaufes nach hinten zunächst mit dem hinteren Teile des Ventriculus tertius kommuniziert und dann als Aquaeductus unter dem Kleinhirn verlaufend in den Ventriculus quartus mündet« (Taf. I Fig. 6—10 *Lf*). Diese Längsfurche stellt also eine Verbindung des Ventriculus tertius und quartus her. Auch Stieda (1868, S. 25) schildert dieselbe bei *Gadus Lota*, wo sie sich aber bereits eigentümlicherweise unter der Valvula cerebelli verliert.

Das Hinterhirn

(Metencephalon, Cerebellum, Kleinhirn) von *Cyclothone* zeigt im wesentlichen dieselben Verhältnisse, wie bei *Argyropelecus* (Handrick, 1901, S. 9). Sein vom Physostomentypus abweichender Bau fällt bei einer Betrachtung der dorsalen Ansicht sofort in die Augen (Fig. 1 *H, H*).

Wir haben es bei diesem Tiefseeteleostier mit einem sogenannten »Cerebellum trilobatum« (Gottsche, 1835, S. 462) zu tun, welches sich durch seine mächtige Ausbildung auszeichnet.

Das Kleinhirn überragt das Tectum opticum und setzt sich aus drei Abschnitten zusammen, dem unpaarigen Mittelteil und den paarigen Seitenteilen (Fig. 1, 3; *Ctr*, *Tl*), welche nach Fritsch (1878, S. 13) an den Wurm und die Hemisphärenanlagen höherer Tiere erinnern.

Diese Gestaltung des Cerebellums wird schon von Camper (1774, S. 181) beschrieben: »Le cervelet forme une espèce de cone tronqué qui a deux tubérosités latérales unies avec le cervelet.« Ähnlich äußert sich auch Arsaky (1813, S. 19): »Hoc monente Cuviero, semper azygon est. Vereor tamen, ne vir praeclarus hic egregie falsus fuerit. Quamvis enim recte eum pronuntiasse modus quo cerebellum in avibus et quadrupedibus sensim evolvitur probare videatur, tamen plurima in piscibus exstant exempla, quae cerebellum minime tantum ex impari tuberculo, sed saepissime ex tribus componi, impari scilicet in medio posito aliquoque tuberculorum pari eiusdem lateribus adstante ostendunt.« Desgleichen unterscheidet Klaatsch drei Teile am Kleinhirn, einen mitteren und zwei seitliche. Der Mittelteil ist auf seinen Figuren Taf. I Fig. 1—6 ungleich stärker ausgebildet als die Seitenteile und erstreckt sich viel weiter nach hinten als diese (Klaatsch, 1850, S. 16).

Alle drei Abschnitte des Cerebellums sind bei *Cyclothone* an ihrer Oberfläche scharf voneinander getrennt und ungefähr gleich stark entwickelt.

Bald nach dem Auftreten der Seitenwülste schieben sich die Lobi posteriores zwischen Stammteil und die in ihrem vorderen Abschnitt in der Mitte zusammenhängenden Seitenteile und stellen so eine Verbindung zwischen den Teilen des Kleinhirns her (Fig. 1, 20, 21; *Ctr*, *Tl*, *Lp*).

Der Centralteil oder Stammteil (*Ctr*) hebt sich hoch über das Mittelhirndach empor (Fig. 3 *Ctr*) und keilt sich wie ein Zapfen zwischen die hinteren Partien des Tectum mesencephali ein (vgl. S. 631).

Er ist ein wenig länger als breit, steigt nach hinten schmäler werdend in die Tiefe (Fig. 1, 21; *Ctr*) und verschwindet endlich zwischen den Lobi posteriores, welche allmählich an Breite zunehmend sich einander nähern und über den Ausläufern des Stammteiles miteinander verschmelzen. Die Lobi posteriores bilden bei *Cyclothone* gleichsam eine Schaufel, in deren Höhlung der Mittelteil des Cerebellums, und zwar dessen hinterer Abschnitt, liegt. Der vordere Abschnitt des Centralteiles ist zum Teil mit den Seitenwülsten verbunden, zum Teil ragt er frei nach vorn und schiebt sich zwischen das Tectum mesencephali.

Eine extreme Ausbreitung des Stammteiles berichtet Malme (1891, S. 11) bei *Anthias sacer* (I, 4), wo er bis an den hinteren Rand der Stammlappen reicht.

Bei *Salmo fario* bildet der Centralteil des Kleinhirns, welcher dem unpaaren Höcker von *Cyclothone* (*Ctr*) identisch ist, einen sich weit über das Nachhirn legenden Wulst. Er überwiegt an Masse bedeutend die beiden von Haller als Corpora restiformia bezeichneten seitlichen Wülste, welch letztere den Seitenteilen von *Cyclothone* zum großen Teile entsprechen (Haller, B., 1898, Taf. XII Fig. 1, 2, Taf. XIII Fig. 7, 8, 9; *cr*).

Diese Seitenwülste sind bei *Cyclothone* fast ebenso stark entwickelt als der Stammteil (Fig. 1, 3; *Tl*). In ihrem vorderen Abschnitt sind sie miteinander verbunden. Später weichen sie auseinander und erstrecken sich zu beiden Seiten der Lobi posteriores nach hinten und unten. Sie erreichen die Höhe der Lobi optici und überragen den Stammteil des Cerebellums nach hinten bedeutend (Fig. 3 *Tl*). Nahe dem oberen Rande macht sich im mittleren Teile der Seitenwülste eine kurze, flache Längsfurche bemerkbar (Fig. 21). Auf Fig. 1 und 3 habe ich dieselben nicht zur Darstellung gebracht.

Während der vordere Abschnitt des Mittelteiles bei *Cyclothone* eine flache bzw. flachgewölbte Oberfläche aufweist, tritt in der hinteren Region eine nach hinten an Deutlichkeit und Tiefe zunehmende Längsfurche auf, welche den Endabschnitt des Stammteils in zwei Hälften scheidet, von denen die rechte ein wenig stärker ist und höher liegt als die linke (Fig. 1, 20, 21; *Ctr*).

Schon Gottsche (1835, S. 459) beschreibt eine mehr oder weniger deutliche Mittellinie am Cerebellum. Mayer (1864, Tab. I, II ff. zeichnet eine mediane Längsfurche auf mehreren Figuren; sie ist bald mehr, bald weniger deutlich und vollständig. Malme (1891, S. 13) beobachtete diese Furche nur in einem Falle, bei *Anguilla*

vulgaris. Auch Haller, B. (1898, Bd. 26) deutet sie bei *Salmo fario* in Taf. XII Fig. 2 an. Querfurchen am Hinterhirn, wie sie schon Cuvier für den Thunfisch angibt und Malme (1891, S. 13) bei verschiedenen andern Fischen beschreibt, finden sich bei *Cyclothone* nicht.

Es erübrigt noch, eine für das Teleostiergehirn spezifische Bildung, die sog. Valvula cerebelli (Fig. 20 *Valc*) zu schildern. Ihre Zugehörigkeit zum Cerebellum erkannt und festgestellt zu haben ist ein Verdienst Stiedas (1861). Haller, B. (1898, Bd. 26, S. 512) schreibt über dieses Gebilde: »Das Kleinhirn der Teleostier zeichnet sich nämlich bekanntermeise durch die Ausbildung der Valvula cerebelli aus.« Während die Valvula sich, vielfach gefältelt und gewunden, in dem Hohlraum der Lobi optici oft weit nach vorn, fast bis an die Commissura posterior, erstrecken kann (Rabl-Rückhard, 1883, Taf. XII Fig. 1 — Bachforelle —), findet man sie bei *Cyclothone* ungewöhnlich klein entwickelt. Sie erreicht nicht einmal den hinteren Rand des Tectum mesencephali, sondern liegt unter dem Vorderteil der Seitenwülste des Hinterhirns auf dem hinteren Basalteil des Mittelhirns, sowohl mit diesem als auch den Seitenwülsten (*Tl*) verwachsen (Fig. 20 *Valc*). Zu beiden Seiten der Valvula liegen die mächtigen Tori semicirculares (vgl. S. 632). Ähnliche Verhältnisse beschreibt Malme (1891, S. 14): »Am kleinsten unter allen Knochenfischen fand ich sie — gemeint ist die Valvula — bei *Callionymus lyra* und *Agonus cataphractus*, bei denen sie als zwei schwach hervortretende Anschwellungen an dem Teil des Hinterhirns zu beobachten ist, der die Höhle des Mittelhirns nach hinten zu begrenzt.« Bei *Cyclothone* besitzt die kleine Valvula eine schwach angedeutete Längsfurche und eine tiefe Querfurche, in welche ein Piafortsatz hineinragt. Auf einem ungefähr in der Mediane liegenden dorsoventralen Längsschnitte treten diese Verhältnisse gut zutage. Unter der Valvula verläuft der schon S. 632 erwähnte Aquädukt (vgl. Haller, B., 1898, Bd. 26, Taf. XIII Fig. 10—13; Taf. XIV Fig. 19—21). Auch Schaper (1894, S. 637) erwähnt dieses: »Unter der Valvula hindurch kommuniziert die Rautengrube mit dem dritten Ventrikel.«

Cyclothone bekundet also durch die geringe Entfaltung der Valvula cerebelli ein primitives Verhalten gegenüber andern Knochenfischen.

Das Nachhirn

(Myelencephalon, Medulla oblongata, verlängertes Mark) stellt bei *Cyclothone*, wie bei andern Fischen, »ganz vorwiegend nur Endstätte« der meisten und mächtigsten Hirnnerven dar. »Alle übrige

Faserung tritt gegenüber dieser übermächtigen ganz in den Hintergrund«, sagt Edinger (1900, S. 79). Die Querschnitte durch die Medulla von *Cyclothone* (Fig. 21—25) lassen uns dieses deutlich erkennen. Bei diesem Tiefseefischchen herrschen also im wesentlichen dieselben Verhältnisse wie bei andern Fischen. Das Nachhirn (Fig 1—3 *N.H*) ist von dem Rückenmark, welches ich mit dem ersten freien Spinalnerven (*sp1* Fig. 2) entstanden denke, nicht scharf abgesetzt, sondern geht vielmehr allmählich ohne Unterbrechung durch Volumenzunahme aus dem Rückenmarke hervor und bildet in seinem vorderen Abschnitt den Boden und die Seitenwände des vierten Ventrikels. Über die Rautengrube, welche eine unmittelbare Fortsetzung des Canalis centralis des Rückenmarks ist, wölben sich zwei kräftig entwickelte, langgestreckte Wülste, die Lobi posteriores seu Tubera posteriora Gottsches (1835, S. 462) und verschmelzen in der Medianebene mit ihren mesialen Flächen (Fig. 22, 23, 24; *Lp*). Die Lobi posteriores entstehen bei *Cyclothone* schon in der vorderen Region des Hinterhirns, bald nach dem Auftreten der Seitenwülste des Cerebellums und bilden daselbst eine Art Schaufel oder Schöpflöffel, in dessen Höhlung der hintere Abschnitt des Stammteils vom Kleinhirn seinen Platz findet (vgl. S. 634). Weiter schwanzwärts findet die Vereinigung der Lobi posteriores statt (Fig. 22 *Lp*) zu einem soliden Wulst, welcher die Fossa rhomboidalis zum größten Teil überdacht und bald nach dem Ursprung des Nervus lateralis + glossopharyngeus sein Ende erreicht. Gottsche (1835, S. 465) beschreibt die Lobi posteriores als ein paar graue Lappen, die sich über dem Ventriculus quartus verbinden, indem sie in der Mittellinie ein Tal zwischen sich lassen. Dieses »Tal« Gottsches, eine Längsfurche, fand auch Handrick (1901, S. 10) bei *Argyropelecus*. Bei *Cyclothone* dagegen ist die Längsfurche nur an der Verschmelzungsstelle der Lobi posteriores eine kurze Strecke deutlich (Fig. 23 *Lp*) und ganz am Ende derselben, wo sich infolgedessen eine deutliche Zweiteilung der Lobi nachweisen läßt (Fig. 1 *Lp*). Zwischen diesen beiden Einkerbungen bilden die beiden Lobi miteinander einen einheitlichen soliden Wulst, ohne jegliche Furchung (Fig. 1, 22, 23; *Lp*). In dem hinteren Abschnitt der Lobi posteriores treten zwei symmetrische Anschwellungen der Medulla oblongata auf, die Lobi nervi vagi seu vagales (Fig. 1, 3, 24; *Lv*). Sie sind im Verhältnis zu den Lobi posteriores schwach und unansehnlich entwickelt und liegen zu beiden Seiten der Rautengrube, welche nach dem Ende der Lobi posteriores unbedeckt zutage tritt. Nach Malme (1891, S. 17) ist das Größen-

verhältnis zwischen Lobi posteriores et vagales nicht feststehend: bei den Gadiden sind die Lobi posteriores stärker entwickelt als die Lobi vagales, bei den Cypriniden ist es umgekehrt.

Die Fossa rhomboidalis ist, wie schon kurz erwähnt, nur teilweise und zwar in ihrem größeren vorderen Abschnitt von den Lobi posteriores bedeckt; in ihrem hinteren Abschnitt dagegen blickt man nach Entfernung des Chorioidalgeflechtes durch die weite Öffnung der Rautengrube in deren Hohlraum (Fig. 1, 22—25; $V.^{IV}$). Ein am Boden der Rautengrube bei einigen Knochenfischen vorkommendes Gebilde, der sogenannte Lobus impar (Tuberculum impar, Malme, 1891, S. 17), fehlt bei *Cyclothone*. Dasselbe fand Goronowitsch (1896, S. 4): »Bekanntlich fehlt der Lobus impar bei *Amia* und einigen Knochenfischen, z. B. bei *Esox*. Dadurch dokumentiert sich dieser Lobus als eine sekundäre Einrichtung.«

An der Ventralseite des verlängerten Markes zieht eine anfangs deutliche und tiefe, nach hinten sich allmählich verflachende Rinne dahin, der sogenannte Sulcus longitudinalis (Fig. 2 *si*, Fig. 21—25).

III. Das Kopfnervensystem.

Die Gehirnnerven.

Der Nervus olfactorius (Fig. 1—6, 8, 9, 10; *ol*).

Die Riechnerven sind infolge der Ausdehnung der Schädelhöhle nach vorn bis zur Ethmoidalregion (vgl. S. 607) sehr lang und dünn. Sie nehmen aus den kleinen Bulbi olfactorii ihren Ursprung (vgl. S. 617) und begeben sich divergierend nach vorn unten zu den Seitenwandungen des Cavum cranii, welches sie durch ein eignes Foramen in der Bindegewebsmembran der vorderen seitlichen Knorpellücken (vgl. S. 610) verlassen. Auf ihrem langen Wege durch die Schädelhöhle liegen die Nervi olfactorii ungefähr in der mittleren Höhe zwischen Pinealapparat und Nervus opticus (*op*). Ein Blick auf die Zeichnungen gibt uns über die Lagerungsverhältnisse der Riechnerven zu den Sehnerven und den Epiphysen besseren Aufschluß, als dieses durch eine Beschreibung möglich wäre. In der Orbita treten die beiden Geruchsnerven über den Musculus obliquus superior hinweg, verlaufen eine kurze Strecke am Dach der Augenhöhle und begeben sich durch einen weiten Knorpelkanal, welcher, lateral und nach vorn gerichtet, die hinteren ethmoidalen Knorpelmassen durchsetzt, zur Nasengrube. Dieser Kanal stellt eine Kommunikation der Orbita

mit der Nasengrube dar. Die Nervi olfactorii treten nunmehr von unten her in die Riechschleimhaut ein, indem sie sich in verschiedene Äste auflösen.

Die Riechorgane von *Cyclothone* sind, wie bei allen Fischen (Wiedersheim, 1902, S. 93), zwei blindgeschlossene Gruben im Ethmoidalknorpel.

Der Nervus opticus (Fig. 2—5, 10—15; *op*).

Die Sehnerven von *Cyclothone* stellen entsprechend den kleinen Augen verhältnismäßig dünne Nerven dar, welche ungefähr die Stärke der Nervi olfactorii besitzen. Dieser Befund bestätigt die Angabe von Stannius (1849, S. 7): »Die Stärke der Nervi optici steht bei den Fischen in geradem Verhältnis zur Größe der Augen.« Die Entwicklung der Lobi optici steht allerdings in keinem Verhältnis zu den schwachen Sehnerven bei *Cyclothone*, im Gegensatz zu der Anschauung Gottsches (1835, S. 262), daß kleine Augen kleine Lobi optici bedingen (vgl. S. 630). Die Corpora bigemina sind bei meinem Tiefseeteleostier in Beziehung auf die kleinen Augen stark zur Entfaltung gekommen.

Die dünnen Sehnerven, welche, wie bei allen niederen Wirbeltieren, vornehmlich aus dem Mittelhirndache entspringen (Edinger, 1900, S. 127), ziehen über die Außenseite des Zwischenhirns in von hinten nach vorn abfallender Richtung zur Hirnbasis vor das Infundibulum, wo sie einander kreuzen, und zwar tritt der linksseitig entsprungene über den rechtsseitig entsprungenen. Während die beiden Nervi optici in der Regel dann sofort auseinander treten und zwar der linksseitig entsprungene zum rechten Auge und umgekehrt, sah ich dieses normale Verhalten bei *Cyclothone* nur in einem Falle. Hier fand eine einfache Kreuzung oder Übereinanderlagerung statt, wie es bei den meisten Knochenfischen der Fall ist (Wiedersheim, 1902, S. 295). An der Kreuzungsstelle aber waren die beiden Optici fest und innig miteinander verbunden, so daß eine Trennung unmöglich war. Nach der Angabe von Stannius (1849, S. 12) liegen die Sehnerven an der Kreuzungsstelle bald locker übereinander, bald durch Bindegewebe miteinander verknüpft. Bei diesem *Cyclothone*-Exemplar waren die Beziehungen der beiden Nerven zueinander weit innigere. Sie treten aber doch bald auseinander und verlassen die Schädelhöhle. In der Regel aber bot *Cyclothone* in bezug auf das sogenannte Chiasma nervorum opticorum weit interessantere Verhältnisse. Der

linksseitig entsprungene Opticus tritt über den rechtsseitig entstandenen, und beide verschmelzen an der Ventralfläche des Zwischenhirns, so daß eine Sonderung in zwei Stämmchen ausgeschlossen erscheint. Die vereinigten Optici kommen dann allmählich an der Hirnbasis als einheitlicher Stamm hervor (Fig. 13, 14; *op*), lösen sich ein wenig weiter vorn vollkommen aus der Gehirnsubstanz heraus (Fig. 10, 11, 12; *op*) und verlaufen in der Medianlinie nach vorn unten. Weiter oralwärts, eine ziemliche Strecke vor dem vorderen Ende des Gehirns, macht sich allmählich eine Differenzierung in zwei Nervenstämmchen bemerkbar (Fig. 10 *op*). Bald darauf erfolgt die Trennung (Fig. 3 *op*), die Nervi optici nehmen ihren Weg sanft abwärts zur Basis cranii und verlassen die Schädelhöhle durch das Opticusfenster (vgl. S. 611). Die Optici von *Cyclothone* weichen somit durch ihre bemerkenswerten Kreuzungsverhältnisse und ihren langen Weg im Cavum cranii von der Norm ab. Bei den meisten Teleostiern erfolgt der Schädelaustritt »gleich nach der Kreuzung« (Stannius, 1849, S. 13). Sofort bei ihrem Eintritt in die Durchtrittsöffnung werden die Sehnerven von einer lockeren, ziemlich starken Bindegewebshülle umgeben und begeben sich dann in S-förmigem Bogen zu den Bulbi oculi, durchbohren dieselben und breiten sich auf der Retina aus. Die Bindegewebsscheide begleitet sie bis zu ihrem Eintritt in die Bulbi. Schon Stannius (1849, S. 14) erwähnt diese Bindegewebsmembran.

Die Gruppe der Augenmuskelnerven

wird durch den Nervus oculomotorius (Fig. 4 *oc*), den Nervus trochlearis (*tr*) und den Nervus abducens (*ab*) gebildet. Sie entsprechen in Beziehung auf ihren Umfang der Stärke der Augenmuskeln (Stannius, 1849, S. 19) und sind bei *Cyclothone* relativ schwach ausgebildet. Der Nervus oculomotorius ist mäßig kräftig entwickelt; der Nervus trochlearis und Nervus abducens sind sehr feine und dünne Stämmchen und kommen einander an Stärke fast gleich, vielleicht ist der N. trochlearis noch ein wenig schwächer als der N. abducens (Fig. 4, 13, 16, 18—23; *tr*, *ab*). In bezug auf ihren Verlauf zeigen die Augenmuskelnerven bei *Cyclothone* einen interessanten Befund.

Der Nervus oculomotorius (Fig. 4 *oc*) entspringt mit einer einfachen Wurzel am Boden des Mittelhirns dicht neben der Medianebene, eine Strecke weit hinter dem Lobus inferior und Lobus lateralis (Fig. 2, 20; *oc*). Nach Stannius (1849, S. 16) tritt er dicht hinter dem Lobus

inferior hervor, nach Handrick (1901, S. 11) bei *Argyropelecus* zwischen den hinteren Abschnitten des Lobus inferior und Lobus lateralis. Bei *Cyclothone* liegt der Oculomotoriusursprung also weiter schwanzwärts und direkt auf der Bauchseite des Gehirns in derselben Längsebene mit dem weiter hinten entspringenden N. abducens (Fig. 2 *oc*, *ab*). Beide Oculomotorii verlaufen anfangs in der Furche zwischen Lobus lateralis und Lobus inferior nach vorn, treten dann vom Gehirn weg und voneinander divergierend zur Basis cranii. Nachdem sie einen ziemlich langen Weg im Schädelraume zurückgelegt haben, verlassen sie die Schädelhöhle durch ein eignes Foramen im Basalknorpel medial von der Austrittsöffnung für den Nervus trigeminus, zu beiden Seiten der Pituitargrube (Fig. 13, 16—19; *oc*). Unmittelbar nach dem Austritt vereinigt sich der N. oculomotorius mit dem zu einem Stämmchen verschmolzenen Nervus palatinus + abducens (vgl. S. 644), welche kurz vor dem N. oculomotorius die Schädelhöhle verlassen haben (Fig. 4, 13; *oc*, *pa* + *ab*). Diese Verschmelzung findet bei einem Individuum schon innerhalb der Austrittsöffnung statt. In diesem Falle ist nur ein Foramen vorhanden, in welches zuerst der Palatino-abducensstamm eintritt, um sich mit dem bald hinzukommenden N. oculomotorius zu verbinden. So vereinigt zieht der Nervenstrang (*pa* + *ab* + *oc*) eine kurze Strecke dicht unter dem Basalknorpel dahin, dann trennen sich die Komponenten, ein feines Fädchen tritt zum Musc. rectus externus und stellt hiernach den N. abducens (Fig. 4 *ab*) dar. Der N. oculomotorius und N. palatinus verlaufen weiter nach vorn, und zwar liegt der Oculomotorius anfangs dicht über dem Musculus rectus externus, der Palatinus hart an dessen ventraler Fläche. Letzterer begibt sich alsbald nach unten und zieht zu beiden Seiten des Parasphenoidknorpels oralwärts. Den weiteren Verlauf des N. palatinus werde ich bei Besprechung des N. facialis schildern (s. S. 655, 656). Nachdem der N. oculomotorius ein Ästchen an den über ihm verlaufenden Musculus rectus superior (*rs*) abgegeben hat, zerfällt er in seine beiden ungleich langen Endzweige, den Ramus superior seu posterior und den Ramus inferior seu anterior (Schwalbe 1879). Der obere Oculomotoriusast läßt bald ein Zweiglein für den unter ihm liegenden Musculus rectus inferior (*rif*) abtreten und endet weiter vorn im Musculus rectus internus, den er versorgt (*ri*). Der Ramus inferior erstreckt sich bedeutend weiter oralwärts in sanft abwärts steigender Richtung. Er nimmt an der auf Fig. 4 mit einem $\times$ bezeichneten Stelle das feinste Endzweiglein des mittleren sympathischen Grenz-

stranges (*gst'* Fig. 26) (vgl. S. 677) in sich auf und verläuft dann unter dem N. opticus zum Musculus obliquus inferior (*oi*), mit dessen Innervation er seinen Zweck erfüllt.

Der Nervus oculomotorius ist auch bei *Cyclothone* der stärkste unter den Augenmuskelnerven.

Zur Vereinigung des N. oculomotorius mit dem Palatino-abducensstämmchen will ich noch bemerken, daß in einem Falle keine Vereinigung zustande kam. Hier fand nur eine sogenannte »temporäre Juxtapposition« (Stannius 1849) statt, aber keine Verschmelzung.

Was die Beziehungen des Oculomotorius zum Ganglion ciliare betrifft, so schreibt Wiedersheim (1902, S. 252) darüber, daß es »in seinen Verlauf eingeschaltet und durch ihn erregbar ist«. Bei *Cyclothone* war ich trotz wiederholter und genauer Untersuchung bei einer ganzen Reihe von *Cyclothone acclinidens*-Exemplaren in keinem Falle in der Lage, ein Ciliarganglion zu finden, dafür aber konnte ich eine größere und bemerkenswerte Ausbildung des sympathischen Systems in der Kopfregion entdecken, was ich bei Beschreibung des Sympathicus (S. 675—677) genauer auseinandersetzen werde.

Übereinstimmend mit meinem negativen Befunde bezüglich des Ganglion ciliare fand auch Stannius (1849, S. 39, 40), dem wir namentlich hinsichtlich der Teleostier die genauesten Angaben verdanken, allerdings nur in zwei Fällen, bei *Salmo* und *Coregonus*, kein Ciliarganglion, während alle andern von ihm untersuchten Knochenfische ein solches besitzen. Schon Muck (1815, S. 61) beschreibt das Fehlen dieses Ganglions bei *Salmo Hucho*. Bei den Plagiostomen fehlt ebenfalls ein Ciliarganglion (Stannius, 1849, S. 40). Schwalbe (1879, S. 189) machte die wichtige Entdeckung, daß sich bei den Selachiern Ganglienzellen in größerer oder geringerer Anzahl im Oculomotoriusstamme finden. Dasselbe konstatiert Schneider (1882, S. 228, 238) bei den Ganoiden. Es handelt sich um ein diffuses Oculomotoriusganglion, das Schwalbe für das Ciliarganglion hält. Durch den Befund Schwalbes und Schneiders wird Stannius widerlegt. Er stellt (1849, S. 20) die Behauptung auf, daß in den Augenmuskelnerven niemals gangliöse Elemente vorkommen. Mein Befund bei *Cyclothone* stützt allerdings die Ansicht von Stannius: Der N. oculomotorius enthält in seinem ganzen Verlaufe keinerlei Ganglienzellen. Ahlborn (1884, S. 296) beschreibt dasselbe für *Petromyzon* und stellt gleichfalls den Mangel des Ciliarganglions fest. Van Wijhe (1883, S. 20, 22, 39) erbringt den Beweis,

daß das Ganglion ciliare zum Ramus ophthalmicus profundus trigemini und nicht, wie Schwalbe meint, zum N. oculomotorius gehört. Er hält das Schwalbesche Oculomotoriusganglion für ein andres, erst später auftretendes, wahrscheinlich sympathisches Ganglion. Andre wiederum halten nach dem Vorgange Arnolds (1831, S. 92) das Ganglion ciliare für ein sympathisches Ganglion.

Jedenfalls bedarf es noch erneuter Untersuchungen bezüglich des Ciliarganglions bei *Anamnia* und Sauropsiden.

Handrick findet bei seinem Tiefseeteleostier *Argyropelecus* (1901, S. 11) im Gegensatz zu *Cyclothone* ungefähr in der Mitte des Augenmuskelkanals im Verlaufe des N. oculomotorius ein »stattliches Ciliarganglion« und ein wohl entwickeltes Ciliarnervensystem; er vermißt nur die »Radix media seu sympathica« (S. 11). Bei meinen Tiefseeknochenfischchen ist das Ciliarnervensystem nicht ausgebildet, während Stannius (1849, S. 39, 40) als konstant zwei Rami ciliares bei den Knochenfischen beschreibt, einen Ramus ciliaris longus und brevis. Bei *Salmo* und *Coregonus* vermißt er die lange Wurzel und, wie schon bemerkt, gleichzeitig auch das Ganglion ciliare. Diese beiden Ciliarnerven fehlen *Cyclothone* gleichfalls, und es herrschen hier somit ähnliche Verhältnisse wie bei *Salmo* und *Coregonus*.

Der Nervus trochlearis (Fig. 2, 4; *tr*). Dieser sehr lange und dünne Nerv kommt mit stets einfachem Wurzelstrange an der hinteren Peripherie des Mittelhirns, unmittelbar hinter den kräftig entwickelten Tori semicirculares (*Tse*) (vgl. S. 632) zum Vorschein, dorsal und ein wenig schwanzwärts von dem N. oculomotorius. Er begibt sich in dem Cranium nach unten vorn und ein wenig seitwärts zu dem vereinigten Ganglienkomplex des Nervus trigeminus und Nervus facialis, dem Ganglion Trigemino-faciale (Fig. 4 *Gtf*) und tritt in den vorderen Abschnitt dieses Ganglions an der Dorsalseite ein (Fig. 4, 18, 19, 20; *tr*). Kurz vor dem Austritt des Truncus nervi trigemini (Fig. 4 *trg*) aus dem Trigemino-facialis-Ganglion tritt auch der N. trochlearis wieder heraus und begibt sich dann zu seiner sehr weit vorn gelegenen Austrittsöffnung im Alisphenoid (Fig. 13, 16; *tr*). Nachdem er die Schädelhöhle verlassen hat, bildet er sofort bei seinem Eintritt in die Augenhöhle ein kleines Nervenknötchen (Fig. 4 *nk*), was auch Handrick (1901, S. 12) bei *Argyropelecus* beschreibt, und endet schließlich im Musculus obliquus superior, welchen er, sich in ein paar feine Endzweige auflösend, versorgt.

Der N. trochlearis hat von allen Hirnnerven unbestreitbar den

längsten Verlauf in der Schädelhöhle. Nach Wiedersheim (1902, S. 252) führt dieser Nerv »nicht nur motorische, sondern auch sensible Fasern, die bei Fischen und Amphibien zur Bindehaut des Auges und der Dura mater laufen«. Bei *Cyclothone* gelang es mir nicht, diese Angabe bestätigen zu können, ich habe vielmehr denselben Befund wie Handrick bei *Argyropelecus* (S. 12), welcher ebenfalls keine derartige sensiblen Fasern entdecken konnte.

Schwalbe (1879, S. 255—260) gelangte bezüglich des Nervus trochlearis zu dem Resultate, daß er als eine abgelöste dorsale Wurzelportion des Trigeminus, oder aber als eine dorsale selbständig verlaufende Wurzel des Oculomotorius anzusehen ist. Wenn man die Querschnittserie von *Cyclothone* von hinten nach vorn durchmustert, so gewinnt es in der Tat den Anschein, als bilde die Trochleariswurzel die vorderste, sehr feine Wurzel des Trigeminus. Man wird darin noch bestärkt durch den Umstand, daß der N. trochlearis weiter vorn in das Trigemino-facialis-Ganglion eintritt. — Gegenbaur (1898, S. 802) schreibt über die Beziehungen des Trochlearis zum Trigeminus: »Er ist vielmehr als ein aus dem Trigeminus (Trig. II) gelöster Teil zu betrachten, welcher Selbständigkeit gewonnen hat. Die Abspaltung vom Trigeminus ist bei *Acanthias* ontogenetisch nachgewiesen.«

Ahlborn (1884, S. 299) konnte bei *Petromyzon* trotz der nahen Lagebeziehung des N. trochlearis zum Trigeminusganglion keinen direkten Faseraustausch beobachten, hält aber eine Vermischung mit sensiblen Elementen des Trigeminus für nicht unmöglich.

Bei *Cyclothone* ist es mir gelungen, den Eintritt dieses Nerven in den vorderen Abschnitt des Trigemino-facialis-Ganglions, welcher wohl im wesentlichen dem Nervus trigeminus angehört und dem Ganglion Gasseri seu semilunare entspricht (vgl. S. 648), deutlich zu beobachten. Der N. trochlearis verschmilzt vollkommen mit dem Ganglion und tritt weiter vorn, wie schon erwähnt, wieder aus.

Der Nervus abducens (Fig. 2. 4; *ab*) nimmt bei *Cyclothone* in der Regel mit einer einfachen Wurzel seinen Ursprung weit hinten aus der Basis der Medulla oblongata unter dem hinteren Teile der Acustico-facialis-Wurzel, nahe der Medianebene. Nur bei einem Exemplare fand ich ihn mit zwei Wurzeln entspringend. Nach Stannius (1849, S. 17) besitzt er dagegen gewöhnlich »zwei dicht nebeneinanderliegende Wurzelstränge«. Der Abducens zieht bei *Cyclothone* im Bogen zum Ganglion trigemino-faciale (Fig. 4 *ab*, *Gtf*, Fig. 19—23 *ab*), tritt an der ventralen medialen Seite in die hintere Partie dieses Ganglions ein und verbindet sich auf

das innigste mit ihm. Unmittelbar nach dem Austritt des Truncus nervi facialis (Fig. 4 *fac*) sieht man aus dem Ganglienkomplexe (*Gtf*) ein Nervenstämmchen hervortreten, welches alsbald die Schädelhöhle durch ein eignes Foramen im Basalknorpel, mesial von der Austrittsöffnung für den N. trigeminus, verläßt. Dieser Nerv ist bedeutend stärker als der N. abducens und repräsentiert den Ramus palatinus (siehe N. facialis S. 648, 656) und den N. abducens, welche zu einem einheitlichen Nervenstrang verschmolzen sind. Diese Vermutung wird durch die periphere Verbreitung der beiden Nerven zur Gewißheit (Fig. 16 *pa* + *ab*). Nach dem Austritt aus der Schädelhöhle läuft dieser Nervenstamm (*pa* + *ab*) dicht unter dem Basalknorpel nach vorn und verbindet sich weiter oralwärts mit dem bald darauf austretenden Oculomotorius (Fig. 4, 13; *oc*, *pa* + *ab*). Es findet eine vollkommene Verschmelzung dieser Nerven statt zu einem einheitlichen Stamme, welcher von einer gemeinsamen bindegewebigen Hülle umgeben wird. Die weiteren Verhältnisse sind bereits bei Beschreibung des Nervus oculomotorius erörtert (S. 640).

Gegenbaur (1898, S. 802) erblickt in dem N. abducens »eine selbständig gewordene Portion einer reinen Wurzel des Trigeminus oder Facialis, deren erste Zustände unbekannt sind«. Handrick (1901, S. 12) schreibt darüber bei *Argyropelecus*: »Der N. abducens verläuft schräg nach unten vorn zum Foramen für den N. facialis und legt sich dem Ganglion dieses Nerven an, um zusammen mit dem Ramus palatinus I in den Augenmuskelkanal zu gelangen.« Bei *Cyclothone* sind die Beziehungen des N. abducens zu dem Ganglion des Nervus facialis und dem Ramus palatinus noch weit innigere: Der Nerv verschmilzt mit dem hinteren Abschnitt des Trigemino-facialis-Ganglions, welcher wohl in der Hauptsache dem N. facialis zugehört (vgl. S. 648), und nach dem Austritt aus dem Ganglion vereinigt er sich mit dem Ramus palatinus, bzw. er tritt mit dem letzteren verschmolzen als ein Stamm aus dem Ganglion trigemino-faciale hervor. Beziehungen zum Trigeminus, wie sie Gegenbaur (1898, S. 802) bei *Protopterus* und Amphibien schildert, sind bei *Cyclothone* nicht vorhanden. Denselben Befund teilt Handrick (1901, S. 12) von *Argyropelecus* mit.

Die Trigemino-acustico-facialis-Gruppe.

Der Nervus trigeminus, Nervus facialis und Nervus acusticus entspringen bei *Cyclothone* mit zwei kräftigen,

aber ungleich starken Wurzeln, einer proximalen oder vorderen und einer distalen oder hinteren aus den Seitenteilen der Medulla oblongata. Die proximale, schwächere Wurzel (Fig. 2, 4, 5, 21; *rt*), welche ich als Trigeminuswurzel bezeichne, entsteht ventro-lateral am vorderen Teile des verlängerten Marks unterhalb der Seitenwülste des Hinterhirns. Die distale, bei weitem mächtigere Wurzel entspringt weiter hinten aus den Seitenteilen der Oblongata, bald nachdem die Seitenwülste des Cerebellums auf der Medulla oblongata ihr Ende erreicht haben, aus einer eigenartigen Hervorragung am dorso-lateralen Seitenrande der Oblongata, dem sogenannten Tuberculum acustico-faciale (Edinger, 1900, S. 96); (Fig. 23 *Tbaf*, *rfa*). Ihre Austrittsstelle aus dem Gehirn liegt der Lateralis-Glossopharyngeuswurzel (S. 663) näher als der Trigeminuswurzel und in gleicher Höhe mit der ersteren, ein wenig dorsal von der letzteren (Fig. 2, 4, 5; *rfa*, *rlt* + *rph*).

Bei den engen Beziehungen der Nerven dieser Gruppe zueinander erscheint es angezeigt, die Wurzeln und Ganglien derselben gleichzeitig zu besprechen. Wir beginnen mit der hinteren stärkeren Wurzel (Fig. 2, 4, 5; *rfa*). Sie repräsentiert die Acustico-facialis-Wurzel, was aus ihrem weiteren Verlauf, der Ganglienbildung und den aus ihr entspringenden Nerven hervorgeht. Bald nach dem Ursprunge dieser Wurzel schickt sie ein starkes Faserbündel nach hinten unten zur Macula acustica sacculi (Fig. 2, 4, 5; *rsa*); es ist der Ramulus sacculi (*rsa*, S. 661, 662).

Die Acustico-facialis-Wurzel nimmt innerhalb des Craniums eine Verlaufsrichtung nach vorn, etwas nach unten tretend. Alsbald zweigt sich eine Wurzelportion zur Seite ab und schwillt zu einem Ganglion an (Fig. 2, 4, 5, 22, 23; *rfa*, *Ga*). Die andre, stärkere Wurzelportion geht nach vorn in einen großen Ganglienkomplex (Fig. 2, 4, 5; *Gtf*) über und bildet dessen hintere Wurzel. Die vordere, schwächere Wurzel (Fig. 2, 4, 5; *rt*) dieser Nervengruppe, die eigentliche Trigeminuswurzel, läuft anfangs ein wenig dorsal und medial von der Acustico-facialis-Wurzel, um etwas weiter mundwärts ebenfalls in die mächtige intracranielle Ganglienmasse (*Gtf*) einzumünden.

Die aus beiden Ganglienkomplexen hervorgehenden Nervengruppen und ihre Endverbreitung geben uns Aufschluß über die Zugehörigkeit der Ganglien zu den entsprechenden Hirnnerven.

Der starke, vordere Ganglienhaufen (*Gtf*) gehört dem gesamten Nervensystem des Nervus trigeminus und Nervus

facialis an. Die Ganglien dieser beiden Nerven sind bei *Cyclothone* zu einem einzigen verschmolzen und bilden einen großen, gemeinsamen intracraniellen Plexus (*Gtf*), das Ganglion trigemino-faciale, aus dem die Nerven getrennt hervorgehen (Fig. 2, 4, 5; *Gtf*).

Das hintere, kleinere Ganglion stellt das Acusticusganglion (*Ga*) dar.

Beide Ganglien liegen intracraniell und unterscheiden sich, außer durch ihre Volumina, mikroskopisch bedeutend durch verschieden große Ganglienzellen, und zwar zeigt das Trigemino-facialis-Ganglion große Zellen, wogegen das Acusticusganglion aus kleinen Ganglienzellen zusammengesetzt ist (Fig. 18, 19, 20, 22; *Gtf*, *Ga*). Denselben Befund teilt Handrick (1901, S. 13, 15) bei *Argyropelecus* mit.

Es hat bei *Cyclothone* eine Verschmelzung der Wurzeln des N. facialis und N. acusticus stattgefunden (*rfa*). Gegenbaur (1888, S. 55) schreibt über beide Nerven: »Sie gehen aus einer einheitlichen Anlage hervor, bilden einen einheitlichen Nervenstamm, von welchem sich sehr bald der Acusticus dorsalwärts abzweigt.« Die Verschmelzung der Wurzeln des VII. und VIII. Hirnnerven schildert auch Handrick bei *Argyropelecus* (1901, S. 12, 13). Hier dehnt sich der Verschmelzungsprozeß noch weiter und zwar auf die Trigeminuswurzel aus. Die ganze Trigemino-acustico-facialis-Gruppe entspringt bei diesem Tiefseefische »mit einer gemeinsamen, bandförmigen, breiten Wurzel« aus dem vorderen Abschnitt der Medulla oblongata.

Die Ursache der Verschmelzung der Wurzeln des N. facialis und N. acusticus ist in der gewaltigen Ausbildung der Gehörapparate zu suchen, wie schon S. 616 beschrieben ist. Mit dieser Tatsache ist schon Sagemehl (1891, S. 559 Anm.) vertraut. Er findet, daß bei manchen Knochenfischen die Ursprungsstellen der N.N. V u. VII einerseits, und die der N.N. IX und X anderseits einander sehr nahe rücken und zum Teil sogar Verbindungen eingehen. Er führt dieses auf die jeweilige Größe der Gehörorgane zurück. — So sieht man auch in der Tat bei *Cyclothone*, daß die Wurzeln des N. facialis und N. acusticus, die des Nervus lateralis und glossopharyngeus, endlich die des N. lateralis und vagus (S. 663) verschmolzen sind.

Was die Anzahl der Wurzeln der Trigemino-acustico-facialis-Gruppe betrifft, so findet Büchner bei *Cyprinus brama* und Bidder bei *Esox lucius* für den N. trigeminus und N. facialis nur zwei Wurzeln im Gegensatz zu Stannius (1849, S. 22), welcher gewöhnlich

vier bis fünf Wurzeln beobachtet, die sich nur selten auf drei Wurzeln reduzieren. Bei *Cyclothone* sind für alle drei Nerven zwei Wurzeln vorhanden, indem die Facialis- und Acusticuswurzel verschmolzen sind, bei *Argyropelecus* dagegen nur ein breites Wurzelband (Handrick, 1901, S. 12).

Über die Verschmelzung der Ganglien des N. trigeminus und N. facialis schreibt Wiedersheim (1902, S. 255). »Bei andern Fischen (*Chimaera*, *Polypterus*, *Lepidosteus*, Gadiden u. a.), vor allem aber bei ungeschwänzten Amphibien geht der Facialis mit dem Trigeminus so enge Lagebeziehungen bzw. Verwachsungen ein, daß die betreffenden Ganglien zu einem Ganglion verschmelzen. Mit andern Worten: es werden die Elemente der ursprünglichen Facialisganglien vom Ganglion semilunare (Gasseri) mehr oder weniger auch völlig assimiliert, so daß man das ursprüngliche Verhalten zum Teil nur noch ontogenetisch, bzw. während der Larvenmetamorphose (Amphibien) nachweisen kann. In solchen Fällen gelingt es nur schwer, über die oft sehr verwickelten Beziehungen zwischen beiden Nervengebieten Aufschluß zu erhalten.« In der Anmerkung dazu führt er noch aus: »Auch die zentralen Ursprungsgebiete des sensiblen Trigeminus, Facialis und Acusticus liegen sehr nahe zusammen.« — Dieses trifft in der Tat für *Cyclothone* zu. Die im allgemeinen bei Selachiern, Dipnoërn, wasserlebenden Urodelen bzw. Urodelenlarven, Cyclostomen und einer sehr großen Anzahl von Teleostiern zwei deutlich getrennten Gangliensysteme des Facialis, das sensorische und das gemischte, aus sensiblen und motorischen Elementen zusammengesetzte, Gangliensystem (Wiedersheim, 1902, S. 255, Fig. 186 *A*, *Gb*, *Gos*, *Gm* und *Ge*), sind mit dem Gangliensystem des N. trigeminus, dem Ganglion semilunare, verwachsen.

Schon Stannius (1849, S. 20, 31) beschreibt die Verschmelzung der beiden Ganglien des N. trigeminus und N. facialis; sie bilden aber einen extracraniellen Ganglienkomplex, welcher bei *Cyclothone* jedoch in der Schädelhöhle liegt. Auch Allis (1897, S. 593) fand ein einheitliches Trigemino-facialis-Ganglion, aber außer diesem noch ein getrenntes, tiefer gelegenes Ganglion (Profundusganglion), welches nur für den Trigeminus bestimmt ist.

Aus dem gemeinsamen gangliösen Plexus von *Cyclothone* (Fig. 2, 4, 5; *Gtf*) gehen zwei starke und ein schwächerer Nervenstamm an der Ventralseite hervor (*trg*, *fac*, *pa* + *ab*). Dem vordersten Abschnitt des Trigemino-facialis-Ganglions entspringt ein einheitlicher kräftiger Stamm (*trg*), es ist der Truncus nervi

trigemini, welcher sich alsbald zum Boden der Schädelhöhle begibt, um durch sein Foramen im Basalknorpel das Cavum cranii zu verlassen (Fig. 16 *trg*).

Der weiter hinten aus dem Ganglienkomplexe (*Gtf*) tretende kräftige Nerv ist ungefähr dem Truncus nervi trigemini an Stärke gleich und entspricht dem Truncus nervi facialis (*fac*). Er begibt sich sofort nach seinem Ursprunge lateralwärts zum Boden des Craniums und tritt durch sein eignes Foramen im Os petrosum aus (Fig. 18, 19; *fac*).

Unmittelbar vor dem Truncus nervi facialis nimmt ein dünneres Nervenstämmchen direkt aus dem Ganglion trigemino-faciale seinen Ursprung (Fig. 4, 5; *pa* + *ab*). Es repräsentiert den zu einem Stamm verschmolzenen Ramus palatinus und N. abducens (S. 640, 644), auf den ich bei Besprechung des N. facialis noch zurückkomme.

Wenn man sich in Anbetracht der Austrittsstellen des N. trigeminus und N. facialis aus dem gemeinsamen Ganglion (*Gtf*) einen Schluß erlauben darf, so wird wohl die hintere Portion des Ganglienplexus, welche hinter dem Truncus nervi facialis liegt, im allgemeinen diesem Nerven angehören, während die davor gelegene vordere Portion mit dem Truncus nervi trigemini wohl hauptsächlich dem Ganglion semilunare (Gasseri) entsprechen möchte. Eine wirkliche Trennung ist aber ausgeschlossen, beide Ganglien vermischen sich vollkommen miteinander.

Die Beziehungen des N. trochlearis und N. abducens zu dem Ganglion trigemino-faciale sind bei Beschreibung dieser Nerven besprochen; es erübrigt nur noch die Verbindung mit dem sympathischen Nervensystem zu erwähnen. Aus dem vordersten Grenzstranggangliom des N. sympathicus (Fig. 18, 26; *GskVa*) tritt ein Zweiglein (*a*) zu der vorderen Portion des Trigemino-facialis-Ganglions. Dieser Kommunikationsstrang nimmt seinen Weg durch den vorderen Abschnitt der Austrittsöffnung für den N. facialis (s. N. sympathicus, S. 676).

Handrick (1901, S. 13, 17) beschreibt bei *Argyropelecus* zwei feine Konnektiväste zwischen dem vordersten sympathischen Grenzstrangganglion und dem extracraniell liegenden Ganglion semilunare.

Bezüglich der Austrittsweise des N. trigeminus, N. facialis und N. palatino-abducens habe ich schon erwähnt, daß alle drei durch diskrete Knorpelöffnungen die Schädelhöhle verlassen.

Die peripherische Verbreitung der Nervenstämme der Trigemino-acustico-facialis-Gruppe.

Der Nervus trigeminus.

Aus dem vorderen Abschnitt des Trigemino-facialis-Ganglions geht der Truncus nervi trigemini als ein kräftiger einheitlicher Nerv hervor und verläßt alsbald die Schädelhöhle durch sein eignes Foramen (Fig. 16 *trg*) (vgl. S. 648). Einen gemeinsamen Austritt der Trigeminusäste aus der Schädelhöhle beschreibt Gegenbaur (1871, S. 502) für *Hexanchus*, *Heptanchus*, die Dornhaie, *Scymnus* und die Rochen. Bei *Hexanchus* besteht der Trigeminus aus zwei Stämmen, die in dem Austrittskanale eng aneinander gelagert sind; außerhalb des Cavum cranii überlagert der hintere Stamm den vorderen und beide erfahren daselbst eine Anschwellung zum Ganglion Gasseri.

Der Ramus ophthalmicus (Fig. 4, 5; *oph*) entspringt bei *Cyclothone* bald nach dem Durchtritt des Truncus nervi trigemini durch den Schädelknorpel aus dem gemeinsamen Truncus als ein einfacher Stamm, welcher bedeutend schwächer ist als die beiden andern Äste des Trigeminus, der Ramus maxillaris superior und inferior. Er begibt sich, anfangs dicht dem Basalknorpel des Schädels anliegend, nach vorn zur Orbita und verläuft dann am Gewölbe der Augenhöhle dorsal vom Bulbus oculi über sämtliche Augenmuskeln zur Ethmoidalregion. An der vorderen Wand der Orbita angekommen, gibt er einen dorsalen Ast zur Haut und betritt dann einen Knorpelkanal, welcher ihn in sanft aufsteigender Richtung zur Oberfläche der Ethmoidalgegend gelangen läßt. Hier verläuft er nach Abgabe eines weiteren kurzen dorsalen Hautästchens unter dem äußeren Integument zur Schnauze und endigt unter der äußeren Haut, sich in der Umgebung des Riechorgans, dorsal von demselben, verzweigend (Fig. 5 *oph*). In einem Falle glaube ich eine Verbindung eines Endzweiges vom Ramus ophthalmicus mit einem Endästchen des oberen Astes vom Ramus maxillaris superior (S. 652) wahrnehmen zu können. Diese Anastomose des Ramus ophthalmicus mit dem Ramus maxillaris superior liegt rostralwärts vor dem Beginn des Geruchsorgans. Stannius beschreibt bei Knochenfischen (1849, S. 37), daß die Endzweige des Ramus ophthalmicus häufig Verbindungen mit den Endzweigen des Ramus maxillaris superior eingehen.

»Der gesamte erste Trigeminus (N. ophthalmicus) ist in allen

seinen Zweigen rein sensibel und versorgt die Haut des Vorderkopfes (Schnauze)«. »Mit Nervenhügeln hat er nichts zu schaffen« (Wiedersheim, 1902, S. 253). Stannius äußert sich in ähnlicher Weise (1849, S. 34): »Die Äquivalente des Ramus ophthalmicus der höheren Wirbeltiere enthalten bei Fischen — mit Ausnahme der Cyclostomen, wo sie gemischt sind — niemals motorische Elemente.«

Im allgemeinen kann man an dem ersten Trigeminus (R. ophthalmicus) eine Portio superficialis und profunda unterscheiden, welche bei manchen Fischen und den höheren Formen zu einem Stamm vereinigt sein können. Letzteres ist auch bei *Cyclothone* der Fall. Schon Stannius (1849, S. 36) ist dieses nicht unbekannt. Er sagt darüber: »Bei einigen Knochenfischen verläuft der Ramus ophthalmicus als einfacher Stamm am Dache der Augenhöhle vorwärts, wie dies bei *Cyclopterus*, *Belone*, *Clupea*, *Alosa* vorkömmt.« — Der einheitliche Stamm des Ramus ophthalmicus von *Cyclothone* erscheint ausschließlich als ein Ast des N. trigeminus, wenigstens gesellt sich ihm kein Faserbündel des N. facialis zu. Ein Konnektivast vom N. facialis, der sogenannte Ramus ophthalmicus superficialis nervi facialis, fehlt bei *Cyclothone*. Diese Portion des Ophthalmicus verläuft im allgemeinen »parallel in enger Lagebeziehung mit dem gleichnamigen Trigeminuszweig« (Wiedersheim, 1902, S. 255, Goronowitsch, 1896, S. 29, Handrick, 1901, S. 17). Übereinstimmend mit meinem Befunde bei *Cyclothone* bekommt der aus dem Ramus ophthalmicus profundus und superficialis bestehende erste Trigeminusast beim Sterlet ebenfalls keinen Verbindungsast vom Facialis (Goronowitsch, 1888, S. 481). Ebenso konnte dieser Forscher nicht mit Sicherheit nachweisen, ob zu dem R. ophthalmicus trigemini noch ein Faserbündel vom N. facialis trat (1896, S. 29).

Obwohl ein direkter Ast des N. facialis, ein R. ophthalmicus superficialis, bei *Cyclothone* vermißt wird, so erscheint es doch nicht unmöglich infolge der Verschmelzung und Vermischung der Ganglien des Trigeminus und Facialis, daß auch hier der erste Trigeminusast Facialiselemente enthalten kann.

Das Ciliarnervensystem und das Ganglion ciliare ist S. 641, 642 beschrieben.

Der Truncus maxillo-mandibularis (Wiedersheim) ist bei *Cyclothone* kurz. Er verläuft ein wenig nach unten und zerfällt bald in zwei Äste: den Ramus maxillaris superior (*ms*) (II. Trigeminus) und den Ramus maxillaris inferior (III. Trigeminus seu

mandibularis) (*mi*); (Fig. 4, 5; *ms*, *mi*). Letzterer ist ein wenig stärker als ersterer, ein Verhalten, das STANNIUS (1849, S. 42) für alle Knochenfische als typisch beschreibt. Über den Truncus maxillo-mandibularis sagt dieser Forscher (S. 41): »Sie — die Rr. maxillares und der R. buccalis — bilden bei ihrem Hervortreten aus dem gangliösen Plexus einen kurzen gemeinschaftlichen Stamm. So bei *Cottus*, *Lophius*, *Trichiurus*, *Caranx*, *Brama Raja*, *Pleuronectes*, *Lepidoleprus*, *Salmo*, *Clupea alosa*, *Cyprinus*, *Cobitis*, *Silurus*. Dieser Stamm spaltet sich meist in drei Äste: den R. maxillaris superior, R. buccalis und R. maxillaris inferior.«

Die beiden Kieferäste treten bei *Cyclothone* sofort auseinander, und zwar begibt sich der Ramus maxillaris superior (*ms*) nach vorn zur Orbita, und der Ramus maxillaris inferior nach hinten zum Unterkiefergelenk (Fig. 4, 5; *ms*, *mi*).

Vom Ramus maxillaris superior (*ms*) löst sich bald nach seiner Entstehung ein Zweig (*msi*) ab, welcher, nach hinten verlaufend, unter die Haut der Wange tritt und sich dort in zwei Äste, einen oberen und einen unteren, teilt. Den oberen Ast konnte ich nur eine kurze Strecke unter dem Integument an der Außenseite des Kiefermuskels verfolgen. Er gibt noch ein feines Hautzweiglein ab und verliert sich dann in der Haut. Das untere Ästchen verläuft ebenfalls unter der Haut nach hinten, tritt bald auf den Ramus buccalis vom N. facialis (S. 659) zu und bildet mit demselben ein kleines Geflecht (Fig. 4, 5; *a''*). Nach diesem Faseraustausch setzt der Ramus buccalis seinen Weg nach vorn fort, während das Ästchen *msi* in der Nähe des Unterkieferastes (*mi*), ein wenig oberhalb und seitwärts von demselben, dicht unter dem Integument an der Außenseite des Kiefermuskels nach hinten eilt, um schließlich am unteren Rande des zweiteiligen Kiefermuskels in den Ramus maxillaris inferior einzumünden. Dieser Nervenast (*msi*) stellt also einen Kommunikationsstrang zwischen den beiden Kiefernerven dar. Auch HANDRICK (1901, S. 16) erwähnt diese Anastomose zwischen den beiden Rami maxillares bei *Argyropelecus*. Aber eine Verbindung mit dem Ramus buccalis fand er nicht. STANNIUS schreibt (1849, S. 42) hierüber: »Sehr häufig, und zwar bei fast allen untersuchten Fischen, gehen untergeordnete Zweige dieser verschiedenen Nerven, nach stattgehabter Trennung ihrer Äste, Verbindungen miteinander ein«. — Bei *Cyclothone* liegt eine Doppelanastomose vor, indem der Konnektivast (*msi*) einerseits eine Verbindung zwischen dem zweiten und dritten Trigeminusast herstellt, und

wiederum seinerseits eine Kommunikation mit dem Ramus buccalis vom N. facialis eingeht.

Der Ramus maxillaris superior (*ms*) begibt sich nach Abgabe dieses Konnektivastes (*msi*) zur Orbita. In der Augenhöhle liegt er an deren äußerem Rande, basalwärts vom Bulbus oculi, und nähert sich allmählich der äußeren Körperwand des Fischchens. Ein wenig lateral von ihm verlaufen unter der Haut die drei Endäste des Ramus buccalis (S. 659). Der Maxillaris superior geht keine Verbindungen mit ihnen ein, sondern spaltet sich bald in einen schwächeren oberen (*mso*) und einen stärkeren unteren Ast (*msu*). Letzterer ist für den Ober- und Zwischenkiefer bestimmt. Der obere Ast (*mso*) versorgt gemeinschaftlich mit einem Zweige vom Ramus buccalis das präorbitale Leuchtorgan und steigt dann schräg nach oben zur Schnauzen- und Nasengegend. Auf seinem Wege kreuzt er den oberen Rand des Palatinums. Dicht unter dem Geruchsorgane verlaufend, gibt er ein Zweiglein für die Riechschleimhaut ab und läßt sich dann noch unter der äußeren Haut bis in die Gegend der vorderen Zwischenkieferregion deutlich verfolgen. Über die Verbindung dieses Astes (*mso*) mit einem Endzweige des Ramus ophthalmicus siehe S. 649. — Der eigentliche Oberkieferast (*msu*) zerfällt, nach unten und außen tretend, in einen feineren Ast für den Zwischenkiefer (*pmx*) und einen stärkeren für den Oberkiefer, welcher sich in zwei Äste auflöst, die den Oberkiefer versorgen und caudalwärts zur Anheftungsstelle des Oberkiefers an den Suspensorialapparat verlaufen. Ich habe die beiden Äste nur zum Teil in das Schema Fig. 5 eingezeichnet, um die Deutlichkeit nicht zu stören.

Der Zwischenkieferast (*pmx*) verläuft nach vorn; er folgt, wie die beiden Oberkieferäste, mehr oder weniger genau dem Verlaufe des von ihm innervierten Knochens.

»Dieser Ramus maxillaris superior der Fische entspricht wesentlich den Rr. infraorbitalis und alveolaris der höheren Wirbeltiere und des Menschen« (Stannius, 1849, S. 43).

Was die Innervation des präorbitalen Leuchtorgans betrifft, so findet auch Handrick (1901, S. 16, 58) bei *Argyropelecus*, daß dasselbe von dem oberen und mittleren Endaste des Ramus maxillaris superior versorgt wird. Er kommt aber zu der Vermutung, daß es sich hierbei um Facialisfasern handelt, welche aus dem Ramus buccalis zu dem Trigeminus bzw. Ganglion Gasseri treten (S. 616). Dieser Autor fährt dann fort: »Sollten diese Facialisfasern unter anderm

vielleicht dazu bestimmt sein, durch die Bahn des Maxillaris superior (*ms*) zum präorbitalen Leuchtorgan zu gelangen?« Ich glaube diese Annahme durch meinen Befund bei *Cyclothone* stützen zu sollen. Bei diesem Teleostier hat ja schon a priori durch die Verschmelzung der Ganglien des Trigeminus und Facialis die denkbar größte Durchmischung von Trigeminus- und Facialiselementen stattgefunden. Außerdem ist es nicht ausgeschlossen, daß durch die Anastomose des Ramus buccalis mit dem Verbindungsaste zwischen den beiden Kiefernerven (S. 651) Facialisfasern in die Bahn des Ramus maxillaris superior gelangen.

Alle andern Leuchtorgane am Kopfe von *Cyclothone* werden vom N. facialis, und zwar vom Ramus hyoideus innerviert, was bei Besprechung des Ramus hyoideus weiter ausgeführt wird. Dieselbe Versorgung der Leuchtorgane am Kopfe konstatiert auch Handrick bei *Argyropelecus* (1901, S. 19, 22, 23, 58, 59).

Der Ramus maxillaris inferior (Fig. 4, 5; *mi*) ist ein wenig stärker als der Ramus maxillaris superior (*ms*) und der stärkste von allen Trigeminusästen, ein bei Knochenfischen ganz gewöhnliches Verhalten (Stannius, 1849, S. 45). Bald nach seiner Absonderung vom Truncus maxillo-mandibularis entsendet er einen schwächeren und bald darauf einen stärkeren motorischen Zweig (*m'*, *m''*) für die beiden Portionen des Kiefermuskels. Beide liegen anfangs an der Innenseite dieses Muskels. Der obere Ast (*m'*) begibt sich bald an die Oberfläche der oberen Partie des Kiefermuskels, um sich, daselbst unter dem Hyomandibulare schwanzwärts verlaufend, weiter hinten in seine Endzweige für diese Muskelportion aufzulösen. Der untere motorische Ast (*m''*) steigt zur Unterseite des oberen Kiefermuskelabschnittes herab, läuft dann zwischen beiden Muskelportionen in der von diesen gebildeten Furche nach hinten und gibt Zweige an die über ihm liegende Muskelpartie ab, um schließlich, weiter schwanzwärts, die untere Muskelportion mit seinen Endästen zu versorgen. Stannius schreibt über die motorischen Äste des Maxillaris inferior (1849, S. 45): »Auf seinem Wege zum Unterkiefer gibt er beständig mehrere stärkere und schwächere Zweige ab für den dem Ober- und Unterkiefer gemeinsamen Kiefermuskel.«

Der Ramus maxillaris inferior (*mi*) von *Cyclothone* verstreicht nach Abgabe dieser beiden Muskeläste (*m'*, *m''*) schräg abwärts nach außen an den unteren Rand des zweiteiligen Kiefermuskels und verläuft nach hinten auf den Aufhängeapparat des Unterkiefers zu. Auf

seinem langen Wege dorthin wird er anfangs von dem Konnektivaste zwischen Ramus maxillaris superior und inferior (*msi*) begleitet (S. 651), und zwar liegt letzterer nach seiner Anastomose mit dem Ramus buccalis (*a''*) ein wenig oberhalb und lateral vom Unterkieferaste. Kurz nach der Einmündung dieses Konnektivastes (*msi*) in den Ramus maxillaris inferior entsendet der III. Trigeminus noch einen ziemlich kräftigen Ramus motoricus (*m'''*) für den Kiefermuskel. Diesen Muskelzweig erwähnt auch STANNIUS (1849, S. 46): »Nachdem der Stamm des Unterkiefernerven nochmals einen Zweig für den Kiefermuskel abgegeben, spaltet er sich gewöhnlich in zwei Äste«; vgl. auch HANDRICK (1901, S. 16). Im Articulationsgebiete des Unterkiefers angelangt, zerfällt der R. maxillaris inferior von *Cyclothone* in seine beiden Endäste: einen schwächeren äußeren (*mie*) und einen stärkeren inneren (*mii*).

Der Ramus externus des Unterkieferastes (*mie*) wendet sich um das Gelenk des Unterkiefers nach außen (STANNIUS 1849, S. 45) und verläuft zu Anfang am oberen Teile der Außenfläche des Unterkiefers, indem er sich bald in ein etwas stärkeres oberes und ein feineres unteres Zweiglein spaltet. Auf ihrem Wege nach vorn divergieren beide eine kurze Strecke, vereinigen sich dann wieder, trennen sich noch einmal, um dann wieder für immer zu verschmelzen. Das einheitliche Stämmchen (*mie*) hat sich nunmehr dem unteren Rande des Unterkiefers mehr und mehr genähert. Es kreuzt diesen Rand, um sich mit dem längs dem MECKELschen Knorpel und zwar unterhalb desselben verlaufenden äußeren Ast des Ramus mandibularis nervi facialis (*mde*) zu verbinden. Beide Nervchen schlagen noch einmal für eine kurze Strecke einen getrennten Verlauf ein und begeben sich dann zu einem Stämmchen (*mde* + *mie*) verschmolzen unterhalb des Unterkieferknorpels, dem Verlaufe desselben folgend, nach vorn bis zur Vereinigungsstelle der beiden Unterkieferhälften.

Diesen äußeren Unterkieferast beschreibt auch STANNIUS (1849, S. 45).

Über die Verbindungen zwischen dem Ramus maxillaris inferior und dem R. mandibularis nervi facialis äußert sich RUGE (1896, S. 209, 213): »Der mandibulare Ast des Ramus posterior nervi facialis teilt sich mit dem Ram. mandibularis des Trigeminus in das Haut- und Schleimhautgebiet der Unterkiefergegend. Aus dieser nachbarlichen Beziehung leiten sich Verbindungen beider Nerven her, welche bereits bei *Acipenser*, *Chimaera* und besonders bei den

Knochenfischen zu eng gefügten Anastomosen führen.« Auch Wiedersheim (1902, S. 255) äußert sich in ähnlicher Weise: »Zwischen dem Ramus mandibularis externus und dem Ramus mandibularis trigemini können zahlreiche Verbindungen existieren.«

Der innere, etwas stärkere Unterkieferast (*mii*) begibt sich an den lateralen, oberen Rand des Unterkiefermuskels, gibt nach kurzem Verlaufe ein Ästchen für diesen Muskel ab und entsendet einen Zweig nach unten für den Meckelschen Knorpel, der sich leider bald dem suchenden Auge entzieht. Auch das Muskelzweiglein ist kurz. Durch die Abgabe dieser beiden Ästchen geschwächt, steigt der Ramus internus (*mii*) über den oberen Rand des Muskels hinweg zur Innenfläche des Unterkiefers. Hier angekommen verläuft er mit dem inneren Unterkieferaste des Ramus mandibularis nervi facialis (*mdi*) mehr oder weniger parallel nach vorn bis zur Vereinigungsstelle der beiden Unterkieferhälften. Im vorderen Abschnitt ihres Verlaufes ziehen der Ramus internus des Unterkieferastes (*mii*) am oberen, der entsprechende Ast vom Ramus mandibularis des N. facialis (*mdi*) am unteren inneren Rande des Meckelschen Knorpels dahin. Beide Nerven sind an Stärke einander gleich. Anastomosen zwischen ihnen konnte ich bei *Cyclothone* trotz eingehender Untersuchung nicht entdecken, im Gegensatz zu Stannius (1849, S. 46, 63), welcher einen oberen und unteren Ramus internus des Unterkiefernerven unterscheidet. Beide gehen Verbindungen mit Zweigen vom Ramus mandibularis nervi facialis ein.

Der Nervus facialis.

Der siebente Hirnnerv entspringt, wie schon S. 648 mitgeteilt, mit einem einheitlichen kräftigen Stamm, dem Truncus nervi facialis (*fac*), aus dem Ganglion trigeminofaciale (*Gtf*) und begibt sich sofort seitwärts zum Boden der Schädelhöhle, um dieselbe durch seine Austrittsöffnung im Os petrosum zu verlassen Fig. 18, 19; *fac*). Stannius (1849, S. 60) schreibt darüber: »Nur bei wenigen Knochenfischen geht er, ohne eine selbständige Austrittsstelle aus dem Schädel zu besitzen, aus dem gemeinsamen gangliösen Plexus, der am Vorderende des Os petrosum gelegen ist, hervor.« — — — »Gewöhnlich tritt er durch einen eignen Knochenkanal des Os petrosum aus der Schädelhöhle.«

»Der Nervus facialis ist mit Zweigen zur Haut, Schleimhaut und zur Muskulatur ausgestattet (Ruge, 1896, S. 200).«

Der Ramus palatinus bietet bei *Cyclothone* ganz eigen-

artige Verhältnisse dar, welche ich schon bei Beschreibung des N. oculomotorius (S. 640) und des N. abducens (S. 644) zu schildern Gelegenheit fand. Er ist kein direkter Ast des N. facialis, sondern entspringt vielmehr selbständig aus dem Trigemino-facialis-Ganglion (*Gtf*), unmittelbar nach dem Ursprunge des Truncus nervi facialis (*fac*) und durchsetzt als selbständiger Nerv das Os petrosum (vgl. S. 644). Dieses Nervenstämmchen repräsentiert nicht allein den Ramus palatinus, sondern gleichzeitig auch den N. abducens, wie schon S. 644 erörtert ist.

Über die Zugehörigkeit des Ramus palatinus zum Nervus facialis schreibt Ruge (1896, S. 206): »Der Ramus palatinus der Ganoiden und Knochenfische hat durch J. Müller und H. Stannius eine aufklärende Darstellung erfahren. Durch letzteren ist die Zugehörigkeit desselben zum Nervus facialis festgestellt worden.« Nach Stannius (1849, S. 70) weist der Ramus palatinus in seinen Beziehungen zum Nervus trigeminus und N. facialis bei den Fischen große Schwankungen auf. »Im ganzen zeigt er auch hier dem N. facialis sich verwandter als dem N. trigeminus.« Dieses stimmt auch für *Cyclothone*. Wenngleich der R. palatinus von *Cyclothone* kein direkter Facialiszweig ist, so weist er doch bei seinem Ursprunge aus dem Ganglion trigemino-faciale unverkennbar innigere Lagebeziehungen zum Facialis als zum Trigeminus auf. Bei *Acipenser* stammt der R. palatinus »aus dem gemeinsamen, gangliösen Geflechte des Nervenkomplexes« (Stannius, 1849, S. 86). Gegenbaur (1898, S. 810) sagt über den Ursprung des Palatinus: »Auch der N. palatinus kann mit selbständiger Wurzel versehen sein.«

Was die diskrete Austrittsöffnung des R. palatinus betrifft, so führt Stannius »31 Knochenfische aus sehr verschiedenen Familien« mit derselben Austrittsweise an (Ruge, 1896, S. 206).

Einer Verschmelzung des N. abducens mit dem R. palatinus wurde aber in der mir vorliegenden Literatur keine Erwähnung getan.

Nach dem Austritt aus der Schädelhöhle findet noch eine vollkommene Verschmelzung des Palatino-abducensstämmchens (*pa* + *ab* Fig. 4) mit dem N. oculomotorius statt (vgl. S. 640, 644). Dann trennen sich die drei Nerven. — Der Ramus palatinus (*pa*) wendet sich zum Dach der Mundhöhle und setzt auf dessen höchster Wölbung seinen Weg fort, indem er sich mehr und

mehr dem knorpeligen Interorbitalseptum, dem an der Ventralseite das Parasphenoid fest anliegt (S. 611, 614), nähert. Auf seinem Wege zum Dache der Mundhöhle findet an der Fig. 26 mit ++ bezeichneten Stelle eine Anastomose mit dem mittleren Grenzstrange des Sympathicus (*gst'*) statt (vgl. S. 677).

Der Palatinus verläuft dann zu beiden Seiten des Septum interorbitale + Parasphenoid unmittelbar über der das Gaumengewölbe auskleidenden Schleimhaut oralwärts und endet nach Abgabe von einigen Zweigen für die Schleimhaut im vorderen Teil der Mundhöhle.

Der Stamm des Nervus facialis, der Truncus hyoideomandibularis (nach STANNIUS) (*hm*), hat nach seinem Austritt aus dem Schädel eine Verbindung mit dem vordersten Grenzstrangganglion des Sympathicus (Fig. 26 *Gsk V a'*) vermittels eines ziemlich kräftigen Kommunikationsstranges (*a'*). Auch HANDRICK (1901, S. 20) erwähnt diesen Verbindungsstrang bei *Argyropelecus*.

Noch bevor diese Anastomose mit dem N. sympathicus stattfindet, entsendet der Truncus fast unmittelbar nach seinem Austritt aus der Schädelhöhle einen dorsalen Muskelzweig (*m*) für die zwischen dem Schädel und dem Hyomandibulare und dem Kiefersuspensorium sich ausbreitende Muskulatur. Dieser Ramus motoricus (*m*) zerfällt in einen schwächeren ventralen und einen stärkeren dorsalen Zweig. Letzterer verläuft an der Außenseite dieser Muskulatur und endet weiter caudalwärts in derselben als ersterer, welcher an der Innenseite der Muskulatur dahinzieht.

Einen homologen Muskelast beschreibt GORONOWITSCH (1896, S. 40): »Der R. hyoideomandibularis sendet in der Nähe seines Abganges von den Stämmen des Nervenkomplexes einen Muskelast zu dem Adductor operculi und Adductor hyomandibularis.«

Außer diesem Muskelzweige (*m*) gibt der Truncus hyoideomandibularis ein Schleimhautästchen (*pb*) an seiner Ventralseite ab. Dieser Nerv begibt sich sofort zum Dache der Mundhöhle und spaltet sich dort in zwei Äste. Das stärkere, nach vorn verlaufende Zweiglein war nur noch eine kurze Strecke zu sehen. Es verschwand in der Schleimhaut des Gaumendaches. Das nach hinten ziehende, feinere Ästchen (*pb*) steigt an der Innenfläche des zweiteiligen Kiefermuskels, dicht der Schleimhaut aufliegend, abwärts und verschwindet weiter hinten, feiner und feiner werdend, vor dem suchenden Auge.

Der Hyoideo-mandibularis (*hm*) nimmt nun seine Verlaufsrichtung schwanzwärts und steuert ein wenig seitwärts auf den äußeren oberen

Rand des Hyomandibularknorpels los. Er durchbohrt denselben und tritt in einen Kanal des Hyomandibulare ein. Schon Stannius (1849, S. 62) kennt dieses Verhalten; Goronowitsch (1896, S. 40) und Handrick (1901, S. 21) erwähnen diesen Knochenkanal ebenfalls. Kurz nach seinem Eintritt in diesen Knochenkanal entsendet der Hyoideo-mandibularis von *Cyclothone* durch eine seitliche Öffnung einen kräftigen Nerven, den Ramus buccalis (*bc*). Diesen Nerven beschreibt Stannius (1849, S. 44, 62) bei *Esox* als einen »sehr merkwürdigen akzessorischen Ramus buccalis«. Goronowitsch (1896, S. 40) fand ihn bei *Esox*, *Tinca*, *Abramis*, *Cyprinus carpio* und *Gobio*. Handrick (1901, S. 21) beschreibt ebenfalls einen akzessorischen Buccalis bei *Argyropelecus*.

Der Ramus buccalis (*bc*) von *Cyclothone* gibt sogleich nach seinem Ursprunge ein sensimotorisches Ästchen (*sm*) nach hinten ab. Dasselbe verläuft am oberen, äußeren Rande der Kiefermuskulatur unter dem Integument schwanzwärts und teilt sich in zwei Zweige, von denen der eine sich ein wenig abwärts zur Haut begibt, wogegen der andre die dorsale Portion des zweiteiligen Kiefermuskels versorgt. Dieses Ästchen (*sm*) erwähnen die drei oben genannten Autoren nicht.

Nach Abgabe dieses sensimotorischen Zweiges (*sm*) zieht der R. buccalis, zwischen Haut und Kiefermuskulatur gelegen, eine kurze Strecke unterhalb des Hyomandibularknorpels nach vorn und gibt dann einen Ast (*bc'*) ab. Dieser hat einen sehr langen Verlauf. Er wendet sich dem Hyomandibulare folgend an dessen unterer lateralen Fläche, oberhalb des Kiefermuskels unter dem Integument nach vorn, umkreist das Cranio-Hyomandibular-Gelenk und strebt, stets dicht unter der äußeren Haut, allmählich der Kopfoberfläche zu, wo er in der vorderen Frontalregion in der Haut endet. Unterwegs gibt er keinen Zweig ab.

Auch Handrick (1901, S. 21) schildert einen, gleich nach dem Austritt des Ramus accessorius buccalis aus dem Kanal im Hyomandibulare aus diesem entspringenden Nerven. »Dieser Nerv schlägt seine Richtung nach oben außen und ein wenig nach vorn ein, um quer durch die oberflächlich gelegene Kiefermuskulatur unter die Haut zu gelangen. Hier, in der Gegend des dem Gehörorgan zugehörigen äußeren Bogenganges angekommen, verbindet er sich mit einem Zweig (*st*) des Ramus supratemporalis nervi lateralis« (*lt*). Dieser Nerv (*acb'*) des *Argyropelecus* hat eine ganz entgegengesetzte Verlaufsrichtung und weist ganz andre

Verhältnisse auf wie der Ramus *bc'* bei *Cyclothone*, welcher unverhältnismäßig länger ist.

Der Ramus buccalis (*bc*) selbst ist bedeutend stärker als *bc'*, nimmt bei *Cyclothone* nach Abgabe dieses Ästchens (*bc'*) seine Verlaufsrichtung ein wenig nach unten auf den Kommunikationsstrang der beiden Rami maxillares (*msi*) zu und verschmilzt mit demselben zu einem kleinen Geflecht (*a''*) (vgl. S. 651). Unmittelbar nach dieser Anastomose gibt der R. buccalis einen Ast zur Haut und zieht dann unter dem Integument nach vorn zur Orbita. Bevor er dieselbe erreicht, zerfällt er in seine drei Endästchen, von denen zwei zur Haut bzw. zu Sinnesorganen treten, während das mittlere Zweiglein am unteren lateralen Rand der Orbita, ein wenig oberhalb und seitlich von dem oberen Ästchen des Ramus maxillaris superior (*mso*), zum praeorbitalen Leuchtorgan zieht und dasselbe gemeinsam mit einem Zweige aus dem oberen Ästchen des Oberkiefernerven (*mso*) innerviert (vgl. S. 652). — Leider war es durch die erwähnten Hautdefekte unmöglich, sich ein Bild von der Innervation der hier liegenden Sinnesorgane zu machen (S. 603).

Nach Goronowitsch (1896, S. 40) ist der Ramus buccalis, welcher allen von ihm untersuchten Fischen zukommt, »ein den Hautästen des Trigeminus I. homodynamer Zweig«.

In dem Knorpelkanal des Hyomandibulare legt der Truncus hyoideo-mandibularis (*hm*), durch die Abgabe des R. buccalis geschwächt, noch einen weiten Weg zurück und gelangt schließlich an die Außenseite des Kieferspangenapparates, wo er sich in seine beiden Hauptäste: einen vorderen Ramus mandibularis (*md*) und einen hinteren Ramus hyoideus (*hy*) gabelt. In dieser Zweiteilung stimmen alle Fische überein. Nur die Teilungsstelle ist eine unbestimmte, indem sie teils kurz nach dem Austritt aus dem Cranium liegt — in diesem Falle tritt der Nerv in keinen Knochenkanal — oder aber, wie das gewöhnlich vorkommt und auch bei *Cyclothone* der Fall ist, nach dem Austritt aus dem Knochenkanal (Stannius, 1849, S. 62). Beide Nerven sind bei meinem Objekte gleich stark. Denselben Befund hat Handrick (1901, S. 22) bei *Argyropelecus*. Nach Stannius dagegen (1849, S. 62, 63) ist der Ramus mandibularis bald schwächer, bald stärker als der Ramus hyoideus.

Der Ramus hyoideus (*hy*) gibt bald nach seiner Abspaltung vom Truncus hyoideo-mandibularis ein Ästchen für das vordere

Leuchtorgan auf dem Kiemendeckel und zieht dann am oberen Innenrande des Suspensorialapparates allmählich nach unten und hinten. Nach Innervation der auf dem Kiemendeckel befindlichen Drüsenmasse und des hinteren Leuchtorgans auf demselben begibt sich der Hyoideus im Bogen unter das Hyoid. Er folgt im wesentlichen dem Verlaufe des Zungenbeinbogens mundwärts und versorgt sämtliche zehn Leuchtorgane, welche an der Schleimhaut dieser Knorpelspange, der sogenannten Membrana branchiostega (Stannius, 1849, S. 63), liegen.

Was die Innervation der Leuchtorgane betrifft, so übernimmt auch bei *Argyropelecus* (Handrick, 1901, S. 23) der R. hyoideus die Versorgung der an der Schleimhaut des Hyoids gelegenen Leuchtorgane.

Der Ramus mandibularis (*md*), gleich stark wie der Ramus hyoideus, verläuft noch eine Strecke mit demselben zusammen, dann tritt er an den oberen äußeren Rand des Aufhängeapparates des Unterkiefers nach hinten unten, umkreist das Unterkiefergelenk und zerfällt in zwei Äste, von denen der eine schwächere den Ramus externus (*mde*) darstellt, während der andre stärkere den inneren Unterkieferast (*mdi*) abgibt und den Weg an die Innenfläche des Unterkiefers einschlägt.

Dieser innere Ast (*mdi*) ist bald nach seiner Entstehung für kurze Zeit zweigeteilt und steigt dann als einheitliches Stämmchen (*mdi*) zum Meckelschen Knorpel herab. In seinem hinteren Abschnitte liegt er diesem Knorpel stellenweise eng an und gibt feine Zweige für ihn ab. Im vorderen Abschnitte seines Verlaufes entfernt er sich wieder vom Knorpel und läuft mehr oder weniger dem gleichnamigen Aste des Unterkiefernerven (*mii* S. 655) parallel zur Schnauze.

Anastomosen dieses Nerven mit Zweigen aus dem Ramus maxillaris inferior, wie sie Stannius (1849, S. 46, 63) schildert, konnte ich bei *Cyclothone* nicht finden.

Der äußere Unterkieferast (*mde*) des Ramus mandibularis wendet sich an der Außenfläche des Unterkiefers nach unten und vorn, um alsbald unter den Meckelschen Knorpel zu treten, wo er weiter oralwärts mit dem gleichnamigen Stämmchen vom R. maxillaris inferior (*mie*) verschmilzt (vgl. S. 654).

Eine Teilung des Ramus mandibularis in einen äußeren und inneren Ast kennt auch Stannius bei *Silurus* und *Anguilla*. Er

schreibt darüber (1849, S. 64): »Eigentümlich verhält sich der Ramus mandibularis bei *Silurus* und *Anguilla*. Bei beiden teilt er sich in zwei Zweige, von welchen der eine an die Innenseite des Unterkiefers tritt, während der andre einen Ramus mandibularis externus darstellt. Bei *Anguilla* ist er stärker, als der Ramus internus.« Außerdem erwähnt dieser Autor eine Verbindung des äußeren Astes vom Ramus mandibularis mit dem Ramus externus vom Truncus maxillaris inferior des Trigeminus bei *Silurus*.

Bei *Cyclothone* ist der innere Ast (*mdi*) stärker als der äußere (*mde*) im Gegensatz zu dem Befunde, welchen Stannius bei *Anguilla* hatte (s. oben).

Der Nervus acusticus.

Der Gehörnerv bildet mit dem Nervus facialis zusammen eine gemeinsame Wurzel, die distale Wurzel der Trigemino-acustico-facialis-Gruppe (Fig. 2, 4, 5, 23, *rfa*; vgl. S. 645, 646). Aus dieser Wurzel zweigt sich der N. acusticus ab und schwillt zu einem Ganglion, dem Ganglion acusticum (*Ga*) an, welches drei Nerven den Ursprung gibt, dem Ramulus ampullae anterioris (*raa*), dem ungefähr gleich starken Ramulus ampullae externae (*rae*) und dem schwächeren Ramulus utriculi (*ru*) (Fig. 21 *raa*, *rae*, *ru*).

Der Ramulus ampullae anterioris (*raa*) übernimmt die Innervation der Crista acustica ampullae anterioris und außerdem die eines Teiles der Macula acustica utriculi; während der andre Teil der Macula von dem feinen Ramulus utriculi (*ru*) versorgt wird.

Der Ramulus ampullae externae (*rae*) begibt sich zur Crista acustica ampullae externae und innerviert dieselbe (Fig. 16, 18—21; *raa*, *rae*, *ru*). Jetzt bleibt noch die Innervation der Macula acustica sacculi und die der Crista acustica ampullae posterioris zu beschreiben. Bald nach dem Ursprunge der Acustico-facialis-Wurzel (Fig. 2, 4, 5; *rfa*) aus der Medulla oblongata geht ein kräftiger Nervenstrang (*rsa*) aus den hinteren Fasern dieser Wurzel hervor, welcher wohl fast ausschließlich Acusticusfasern enthalten dürfte. Er verläuft nach unten hinten und schwillt sehr bald zu einem ziemlich hohen, aber platten Ganglion (*Grsa*) an. Dieses Ganglion zeigt bei mikroskopischer Betrachtung denselben Befund, wie das Acusticusganglion (*Ga*, vgl. S. 646); es ist aus kleinen Ganglienzellen zusammengesetzt, ein

Umstand, welcher auch für meine oben bezüglich der Fasern des Nervenstranges (*rsa*) angegebene Vermutung spricht. Aus dem hinteren Teile dieses Ganglions (*Grsa*) entspringen zwei Nerven, von denen der eine zur Macula acustica sacculi verläuft (Fig. 2, 4, 5, 25; *rsa*) und den Ramulus sacculi (*rsa*) darstellt, während der andere, bedeutend schwächere Zweig (*rap*) an der Dorsalseite des Ganglions (*Grsa*) hervortritt und seinen Weg nach hinten oben zur Crista acustica ampullae posterioris nimmt. Dieser Nerv (*rap*) bildet gleich an seinem Ursprunge eine kleine gangliöse Anschwellung, tritt von unten her an die Lateraliswurzel (*rlt*) bzw. die Lateralis-glossopharyngeus-Wurzel (*rlt* + *rph*) (S. 663) und verbindet sich mit derselben. Nach dieser Anastomose begibt er sich zur Crista acustica ampullae posterioris und innerviert dieselbe. Er repräsentiert also den Ramulus ampullae posterioris (*rap*).

Schon die ältesten Forscher, wie beispielsweise Weber (1820, S. 33 und 101), Treviranus (1832, S. 108, 109), Stannius (1849, S. 79) haben solche und ähnliche abweichende Innervationen von Teilen des Gehörorgans gekannt und beschrieben. In neuester Zeit schildert Handrick (1901, S. 15, 25) eine abweichende Versorgung der Crista ampullae posterioris und der Papilla acustica lagenae bei *Argyropelecus*: beide erhalten ihre Nerven aus der, im Verlaufe der Anastomose zwischen der gemeinsamen Trigemino-acustico-facialiswurzel und der Lateraliswurzel befindlichen, gangliösen Anschwellung (*Gav*).

Ein Rudiment von einer Macula acustica neglecta (*mn*) fand ich in einem Falle am Boden des Utriculus ganz nahe dem Canalis utriculo-saccularis (Fig. 24 *mn*). Die Innervation wurde von einem Ästchen des Ramulus ampullae posterioris (*rap*) vollzogen. Wiedersheim (1902, S. 318) sagt über die Macula acustica neglecta: »Sie besitzt ab origine schon einen rudimentären Charakter.« Handrick (1901, S. 51) vermißt sie bei *Argyropelecus*. Bei allen andern *Cyclothone acclinidens*-Exemplaren fand ich ebenfalls keine Macula neglecta ausgebildet.

Die Vagusgruppe.

Die Vagusgruppe enthält bekanntlich gemischte, d. h. motorische und sensible Elemente und wird bei *Cyclothone* aus dem eigentlichen Nervus vagus, dem Nervus glossopharyngeus und dem Nervus lateralis gebildet. Sie ist in ihrem Verlaufe schräg

nach hinten gerichtet und entspringt mit nur zwei Wurzeln aus der Medulla oblongata in deren hinteren Abschnitte, wo die Lobi posteriores auf der Rautengrube ihr Ende erreichen, und die Lobi vagi seu vagales auftreten.

Die proximale, stärkere Wurzel gehört dem Nervus lateralis und Nervus glossopharyngeus an Fig. 2, 4, 5, 24, 25; *rlt* + *rph*). Beide Nervenwurzeln sind bei *Cyclothone* zu einer einheitlichen Wurzel verschmolzen. Sie entspringt an der dorso-lateralen Fläche der Medulla oblongata in der Nähe der Acustico-facialis-Wurzel und in gleicher Höhe mit ihr. Der N. lateralis hat mit der Acustico-facialis-Gruppe dasselbe Ursprungsgebiet innerhalb des Gehirns. Er gehört nicht ursprünglich zum Vagus, »sondern zum Seitennervensystem des Kopfes, mit welchem er gleichen zentralen Ursprung hat,« in ein und dasselbe »uralte Sinnesnervensystem«, in das Lateralnervensystem (Wiedersheim, 1902, S. 255 Anm., 259).

Die Lateralis-pharyngeus-Wurzel (*rlt* + *rph*) verläuft innerhalb des Craniums zunächst ein wenig nach hinten oben und hat während dieses Verlaufes die Anastomose mit dem Ramulus ampullae posterioris (*rap*) (S. 662). Gleichzeitig mit dem Abtreten des Ramulus (*rap*) nach oben zweigt sich an der Ventralseite die Glossopharyngeuswurzel (*rph*) ab und begibt sich schräg nach hinten zur Seitenwand des Schädels.

Die distale, schwächere Wurzel (*rva*) bildet die eigentliche Vaguswurzel. Ihr Ursprung liegt schwanzwärts von der gemeinsamen Wurzel des Nervus lateralis und Nervus glossopharyngeus, ebenfalls an der dorso-lateralen Fläche der Oblongata (Fig. 25 *rva*), am Ende der Lobi vagales. Diese Wurzel ist nach Stannius (1849, S. 82) »meist bedeutend stärker« als die vordere. Bei *Cyclothone* ist das Gegenteil der Fall, was wohl auf die Verschmelzung der beiden Nervenwurzeln zurückzuführen ist. Die Vaguswurzel (*rva*) bildet nur einen einzigen Strang im Gegensatz zu Stannius (1849, S. 82), welcher bei seinen Objekten zwei bis vierundzwanzig Stränge wahrnehmen konnte. Die Mehrzahl von diesen Wurzelsträngen erhält sich nach seiner Angabe bei den Selachiern, Ganoiden und vielen Teleostiern.

Die Vaguswurzel (*rva*) von *Cyclothone* verläuft innerhalb des Craniums schräg nach hinten in der Richtung auf die Lateralis-glossopharyngeus-Wurzel und verschmilzt mit ihr zu einem einheitlichen Stamme (*rlt* + *rva*), fast unmittelbar nachdem sich

die Glossopharyngeuswurzel von der Lateraliswurzel getrennt hat. Es findet also nur eine Verschmelzung der Vagus- mit der Lateraliswurzel, nicht aber der Vagus- und Glossopharyngeuswurzel statt. Die proximale Wurzel (*rlt* + *rph*) entspringt bei *Cyclothone* mit Ausnahme eines Falles stets mit einem einzigen Wurzelbündel aus dem verlängerten Mark. Nur bei einem Individuum entsprang der N. glossopharyngeus mit einer selbständigen Wurzel, ventral und ein wenig schwanzwärts von der Lateraliswurzel, welche bedeutend stärker entwickelt war. Auch in diesem Falle vereinigten sich bald nach ihrem getrennten Ursprunge beide Wurzeln und verliefen dann, wie zuvor beschrieben ist.

Der gemeinsame Wurzelstamm des N. lateralis und N. vagus (*rlt* + *rva*) verläßt die Schädelhöhle durch ein separates Foramen, während die Glossopharyngeuswurzel eine eigne, dicht vor der Austrittsöffnung des N. vagus + lateralis gelegene Durchtrittsöffnung besitzt, wie dies bei allen Knochenfischen der Fall ist (Stannius, 1849 S. 75, Wiedersheim, 1902, S. 258).

Den Grund zu diesen weitgehenden Verschmelzungen gibt die gewaltige Entwicklung der Labyrinthe, was schon S. 616 und 646 ausgeführt ist.

Die Verschmelzung der Lateralis- und Glossopharyngeuswurzel bei *Cyclothone* ist abweichend von der Norm. Nach Stannius (1849, S. 74) ist der N. Glossopharyngeus »bei der Mehrzahl der Fische vollkommen selbständig und mit eigner, von denen des N. vagus gesonderten Wurzel versehen«. Nur bei niederen Fischen und einigen Knochenfischen werden noch innige Beziehungen zwischen N. vagus und N. glossopharyngeus beobachtet. In bezug auf sein Verhalten zur Lateraliswurzel teilt dieser Autor (S. 81) mit, daß der N. glossopharyngeus »in gar keine fernere Beziehungen« mit der Lateraliswurzel tritt. Dagegen beschreibt Allis (1897, S. 625, 746) Verbindungen zwischen beiden Wurzeln bei *Amia calva*. An der Kreuzungsstelle gelangen nach ihm Fasern aus dem N. lateralis in den Glossopharyngeus, wodurch dessen Dorsalast gebildet wird. Diese Behauptung verwirft Haller, B. (1898, Bd. 26, S. 409) als irrtümlich. Nach meinem Befunde bei *Cyclothone* sind die Beziehungen zwischen den Wurzeln des N. lateralis und N. glossopharyngeus wohl die denkbar innigsten, indem beide vollständig verschmelzen, ebenso wie ein wenig weiter schwanzwärts die Lateralis- und Vaguswurzel sich zu einem einzigen Stamme verbinden. Im Gegensatz zu dem letzten Befunde tritt

Haller für die vollständige Unabhängigkeit des N. lateralis vom N. vagus ein. Er schreibt darüber bei *Scyllium* (S. 408): Der N. lateralis »lagert dem nun einheitlichen Vagusstamm von vorn zu ganz fest an (Textfig. 12) und durchsetzt als ein mit diesem scheinbar einheitlicher Stamm den bekanntlich recht langen Austrittskanal des Vagus. Aber weder innerhalb des Craniums, noch im Vaguskanal findet ein Faseraustausch zwischen dem N. lateralis und dem Vagus statt, sondern beide liegen ganz fest aneinander«. Vgl. auch Stannius (1849, S. 86).

Wir kommen nun zur Betrachtung der Ganglien dieser Wurzeln und der aus ihnen entstehenden Nerven.

Der Nervus glossopharyngeus.

Nachdem die Glossopharyngeuswurzel sich von der Lateraliswurzel getrennt und die Schädelhöhle in der Kiemenregion verlassen hat, tritt sie ein wenig nach vorn unten und bildet ein Ganglion (*Gph*). Die Bildung dieses Ganglions findet bei allen Knochenfischen sogleich oder bald nach dem Austritt des Nerven aus dem Cavum cranii statt (Stannius, 1849, S. 76). Das Glossopharyngeusganglion (*Gph*) von *Cyclothone* hat keine Beziehungen zu dem Grenzstrange des N. sympathicus (S. 79), was sonst häufig vorkommt (Stannius, 1849, S. 76).

Der aus dem Ganglion austretende Nervenstamm (*ph*) ist ein wenig stärker als seine Wurzel. Bei den Knochenfischen und Plagiostomen ist dieses Verhalten nach Stannius (1849, S. 76) augenfällig. Den Grund dafür erblickt dieser Forscher in dem Zuwachs von sympathischen Elementen, was für *Cyclothone* ausgeschlossen erscheint. Gegenbaur (1871, S. 516) teilt diese Ansicht von Stannius auch nicht. Er kommt bei *Hexanchus* zu dem Schluß, daß aus dem Ganglion neue Elemente der Nervenbahn zugeführt werden. Dieses kann vielleicht auch für *Cyclothone* geltend gemacht werden.

Was den Verlauf des Glossopharyngeus betrifft, so zerfällt er, bald nach seinem Austritt aus dem Ganglion, nach Art eines Ramus branchialis nervi vagi in einen Ramus prae- und postbranchialis seu prae- und posttrematicus (*α*, *ph*). Der R. praetrematicus des N. glossopharyngeus (*α*) ist schwach entwickelt und konnte nur eine Strecke weit nach vorn bis zur Schleimhaut des hinteren Mundhöhlenraumes verfolgt werden. Er ist nach Stannius (1849, S. 76, 77) ein schwacher, »abortiver« Nerv, welcher auch vollkommen fehlen

kann, z. B. *Esox* und *Silurus*, oder auch wieder »ausnehmend stark« wird, wie bei Cyprinen. Handrick vermißt diesen Ast bei *Argyropelecus* (1901, S. 27).

Der hintere stärkere Ast (*ph*), der eigentliche N. glossopharyngeus, begibt sich zum ersten Kiemenbogen und versorgt ihn.

Die gemeinsame Wurzel des N. lateralis und N. vagus tritt durch einen eignen Kanal aus dem Cavum cranii aus. Während dieses Verlaufes ist es absolut unmöglich, an dem Wurzelstamm (*rlt* + *rva*) zwei Portionen zu unterscheiden. Er verläuft, mit einer ziemlich kräftigen Bindegewebshülle umscheidet, nach unten und hinten und schwillt dann bald zu einem mächtigen extracraniellen Ganglion (*Glt* + *Gva*) an. Kurz vor der Bildung dieses Ganglions läßt sich an dem gemeinsamen Stamm eine etwas dichtere ventrale und eine mehr lockere dorsale Portion erkennen. Gleich im Beginn des Ganglion vago-laterale tritt an seinem dorso-lateralen Rande ein Nervenstamm aus und begibt sich, fast gerade aufsteigend, unter die Haut und schlägt eine Verlaufsrichtung nach vorn ein. Nachdem er unterwegs ein paar Zweiglein zur Haut bzw. den Sinnesorganen abgegeben hat, verteilt er sich unter der Haut der oberen Schläfengegend. Dieser Ast ist der Ramus supratemporalis (*st*) (Stannius, 1849, S. 97).

Das gemeinsame Ganglion des N. lateralis und N. vagus wird ebenfalls wie der Stamm (*rlt* + *rva*) von einer Bindegewebsscheide umhüllt und zeigt auch bei mikroskopischer Betrachtung zwei Portionen, die aber nicht immer deutlich voneinander abgesetzt sind. Eine genaue Begrenzung der beiden Portionen ist nicht gut möglich. In Beziehung auf ihre Struktur ist ein Unterschied deutlich wahrnehmbar. Die obere Partie dieses Ganglions (*Glt* + *Gva*) ist charakterisiert durch etwas größere und vereinzeltere Ganglienzellen gegenüber der unteren Partie, welche kleinere, aber zahlreichere Zellen aufweist. Gegen das Ende der Ganglienmasse wird diese Differenzierung immer deutlicher, bis endlich zwei kräftige, ungleich starke Nerven aus dem Ganglienkomplexe entstehen.

Aus der Lage und weiterem peripheren Verlaufe dieser Nerven konnte ich feststellen, daß der dorsale, etwas stärkere Nervenstamm dem Seitennerven, Nervus lateralis (*lt*), angehört, während der untere, ein wenig schwächere die Quelle des

Nervus vagus bildet. Hiernach gehört die dorsale Ganglienmasse dem Lateralis, die ventrale dem Vagus an. Beide Nervenwurzeln beteiligen sich gleichmäßig an der Bildung des gemeinsamen Ganglions (*Glt* + *Gva*) bei *Cyclothone*, was ebenfalls nicht normal ist. Nach Stannius (1849, S. 86) nimmt die Lateraliswurzel an der Ganglienbildung der Vaguswurzel keinen Anteil. Sie bildet selbst auch gewöhnlich kein äußerlich erkennbares Ganglion. *Belone*, *Silurus* u. a. machen aber eine Ausnahme, sie besitzen ein Ganglion laterale (S. 94, 96). Auch Handrick (1901, S. 25) findet bei *Argyropelecus* ein »sehr beträchtliches spindelförmiges Ganglion (*Glt*)« am N. lateralis, welches außerhalb der Schädelhöhle liegt.

Wir gehen jetzt zur Betrachtung der beiden Nervenstämme über.

Der Nervus lateralis (*lt*) wird, wie schon ausgeführt, durch den dorsalen Nerven dargestellt. Seinen ersten abgehenden Ast, den Ramus supratemporalis (*st*) haben wir schon S. 666 kennen gelernt. Er tritt gleich zu Beginn des Vago-lateralis-Ganglions an dessen oberem Seitenrande aus.

Der Seitennerv ist bei *Cyclothone* stattlich entwickelt, obwohl ein Seitenkanalsystem, ein sogenannter Canalis lateralis, spurlos fehlt. Dieser Befund wird auch bei andern Fischen, die keinen Seitenkanal besitzen, beschrieben, z. B. *Lophius*, *Cyclopterus*, *Balistes* u. a. (Stannius, 1849, S. 95). Auch bei *Argyropelecus* ist trotz des Fehlens dieses Kanals der Lateralis gut entwickelt (Handrick, 1901, S. 26, 42, 43). Hieraus zieht Stannius (1849, S. 95) den Schluß, daß das Auftreten des N. lateralis nicht an das Vorhandensein eines Seitenkanals gebunden ist, und daß der Seitennerv nicht unbedingt als Nerv des Lateralkanals bezeichnet werden könne, obwohl er, wenn dieser Kanal vorhanden ist, sehr oft Beziehungen zu ihm hat.

Der Truncus nervi lateralis bildet bei *Cyclothone* einen einfachen Hauptstamm (Stannius, 1849, S. 98, 99), welcher sich nach hinten und außen in die äußere Seitenwand des Körpers begibt und oberflächlich verläuft. Er »behauptet in seinem ganzen Verlaufe (bei allen Knochenfischen, beim Stör und bei den Selachiern) genau die Grenzlinie zwischen der dorsalen und ventralen Masse des Seitenmuskels und überschreitet dieselbe niemals« (Stannius, 1849, S. 100). In dieser Lage zieht er, allmählich schwächer werdend, zum Schwanzende des Tieres. Der »Verlust an Masse wird durch den allmählich erfolgenden Abgang von Zweigen bedingt« (Stannius,

1849, S. 100). Der Lateralis gibt eine Strecke nach seiner Trennung vom N. vagus einen Ast (*rd*) ab, welcher an Stärke ungefähr dem Ramus supratemporalis gleichkommt. Es ist der sogenannte »Rückenkantenast« des N. lateralis (Stannius, 1849, S. 107). Bei vielen Fischen, wo der Ramus dorsalis trigemini fehlt, kommt dieser Rückenkantenast des Lateralis vor, bemerkt Stannius, 1849, S. 107 (vgl. auch Gegenbaur, 1898, S. 819). Gleichwohl ist mit der Abwesenheit des Ramus dorsalis trigemini ein Auftreten des Rückenkantenastes des Lateralis nicht unbedingt verknüpft, da es Fische gibt, denen beide fehlen.

Der Ramus dorsalis (*rd*) steigt bei *Cyclothone* unmittelbar unter dem Integument auf der Außenfläche des Seitenmuskels sanft aufwärts. An der Rückenkante angelangt, verläuft er anfangs in dem Zwischenraume, welcher die den Flossenträgern angehörigen Muskeln von der Dorsalmasse des Seitenmuskels trennt; später tritt er ein wenig seitwärts und liegt direkt oberhalb der dorsalen Seitenmuskelmasse unter der Haut (Stannius, 1849, S. 107, 108). Während seines Verlaufs nach hinten gibt er feine Fäden an die Haut der Rückenkante ab und büßt dadurch an Stärke ein. Ich konnte ihn bis in die Gegend der Rückenflosse mit Sicherheit verfolgen. Der Verlauf dieses Rückenkantenastes ist im allgemeinen bei allen Fischen gleich (Stannius, 1849, S. 107, vgl. auch Taf. III Fig. 4 daselbst).

Nach Abgabe des Ramus dorsalis (*rd*) entspringt dem N. lateralis noch ein ziemlich kräftiger Nerv (Fig. 4, 5). Er ist sehr kurz und entfernt sich nur wenig von dem Hauptstamme, um bald wieder, etwas weiter caudalwärts, in ihn einzumünden. Dieser Nerv bildet gleichsam eine Schlinge.

Auf seinem weiteren Verlaufe zum Schwanze gibt der N. lateralis weiter hinten von Zeit zu Zeit feine Zweige ab, die seitwärts und nach hinten verlaufend an die Haut bzw. die Sinnesorgane treten.

Mit andern Nerven und namentlich mit den Spinalnerven hat der Seitennerv bei *Cyclothone* keine Beziehungen, was Stannius (1849, S. 96) und vor ihm schon Weber (1827, S. 304) von andern Fischen bekannt war. Die Rami medii der Spinalnerven treten in ihrem Verlaufe in der Lücke zwischen Dorsal- und Ventralmuskelmasse gerade auf den N. lateralis zu, so daß es den Anschein gewinnt, als wollten sie in ihn einmünden. Dicht vor dem Lateralis gabeln sie sich in ein dorsales und ventrales Ästchen, die hart am Lateralis vorbei zur Muskulatur verlaufen. Denselben Befund teilt Handrick (1901, S. 26) von *Argyropelecus* mit.

Der Nervus vagus seu branchio-intestinalis.

Der untere, aus dem gemeinsamen Ganglienkomplexe des N. lateralis und N. vagus hervorgehende Stamm ist der Nervus vagus (S. 666, 667). Er setzt sich weit nach hinten und abwärts als Truncus branchio-intestinalis (*Br*) fort und läßt die Kiemenäste sukzessive abtreten, ein Verhalten, welches Stannius (1849, S. 89) für die Cyclostomen und Selachier schildert. Auch Gegenbaur (1871, S. 524 beschreibt ähnliche Verhältnisse bei *Hexanchus* (vgl. auch seine Taf. XIII Fig. 1). Die Ursache für die Verlängerung des N. vagus nach hinten ist in dem Nachhintenrücken der Kiemenbögen zu suchen (Stannius, 1849, S. 89). Letztere liegen hier nicht unter dem Schädel, sondern unter dem vorderen Teile der Wirbelsäule.

Was die einzelnen Rami branchiales nervi vagi (*br*) betrifft, so löst sich der erste Wurzelstrang (*br I*) bei *Cyclothone* ungefähr in der Mitte des Vago-lateralis-Ganglions (*Glt* + *Gva*) an dessen unteren Seitenrande aus (Fig. 2, 4, 5; *br I*) und schwillt bald zu einem diskreten Ganglion (*Gbr I*) an. Er nimmt also teil an der Bildung des gemeinsamen gangliösen Plexus des Lateralis und Vagus und hat außerdem noch ein separates Ganglion, ähnlich wie bei *Cyclopterus* (Stannius, 1849, S. 87). Dagegen sagt Stannius daselbst, weiter oben: »Ausgeschlossen von der Bildung des gemeinsamen Ganglions ist immer der Truncus pro arcu branchiali primo et secundo, indem dieser immer ein diskretes Ganglion bildet.«

Der Truncus branchialis primus (*br I*) ist bei *Cyclothone* sehr kurz und teilt sich nach dem allgemeinen Schema, ebenso wie die folgenden Kiemenäste, in einen vorderen, schwachen Ast, Ramus praebranchialis seu praetrematicus (*α*) für den vorhergehenden ersten Kiemenbogen und einen stärkeren postbranchialis seu posttrematicus (*β*) für den nachfolgenden zweiten Kiemenbogen, dessen vorderen Nerven er bildet. Außer diesen beiden Hauptästen, die jedem Kiemennerven zukommen, konnte ich bei *Cyclothone* am Ramus branchialis I keine weiteren Äste entdecken.

Der Ramus branchialis II (*br II*) entspringt aus dem Truncus branchio-intestinalis und besitzt gleichfalls ein diskretes Ganglion (*Gbr II*), sogenanntes Epibranchialganglion (v. Kupffer). Der Truncus branchialis II ist fast ganz abortiv geworden (vgl. Stannius, 1849, S. 89). Der vordere schwächere Ramus (*α*)

tritt sogleich aus dem Ganglion und verläuft zum zweiten Kiemenbogen. Der sehr kurze Truncus zerfällt unmittelbar nach seinem Ursprunge aus dem Ganglion in zwei annähernd gleich starke Äste, den Ramus pharyngeus (γ) und den Ramus posttrematicus (β). Ähnliche Verhältnisse schildert Gegenbaur (1871, S. 524) bei *Hexanchus*. — Der Ramus posttrematicus (β) von *Cyclothone* verläuft zum dritten Kiemenbogen und bildet dessen vorderen Nerven. Der Pharynxast innerviert mit einem kräftigeren Ast die Schleimhaut und mit drei feineren Zweigen die Muskulatur des Schlundkopfes.

Eine Strecke weiter schwanzwärts entläßt der Truncus branchio-intestinalis (*Br*) den dritten Kiemenbogenast (*br III*). Derselbe hat kein Ganglion und zerfällt bald nach seinem Ursprunge, wie der vorhergehende Ramus branchialis II, in die Rami prae- und posttrematicus (α, β) und den Ramus pharyngeus (γ). Letzterer ist schwächer als der Ramus posttrematicus (β) im Gegensatz zu den gleichnamigen Ästen vom zweiten Kiemenbogenast (*br II*), welche gleich stark sind. Der Ramus pharyngeus (γ) des Ramus branchialis III gibt je ein Zweiglein zur Schleimhaut und Muskulatur des Pharynx. Das für die Muskulatur bestimmte Ästchen verschmilzt, bevor es sein Ziel erreicht, für eine kurze Strecke mit dem Ramus posttrematicus (β). Der Ramus posttrematicus (β) wird zum vorderen Aste des vierten Kiemenbogens, dessen hinterer Ast ebenfalls von ihm gebildet wird, indem er weiter caudalwärts ein feineres Zweiglein (δ) abgiebt. Dieses Nervchen (δ) wird zum Ramus posterior des vierten Kiemenbogens. In der Regel wird der hintere Ast des vierten Kiemenbogens vom Truncus pharyngeus superior oder Ramus pharyngeus inferior (Hoffmann, 1860, S. 7) oder direkt aus dem Ganglion gebildet (Stannius, 1849, S. 89).

Der Truncus branchio-intestinalis (*Br*), welcher bis jetzt an der Seitenwand des Rumpfes verlief, rückt nun weiter nach unten in die Tiefe und begibt sich an die untere Seite der ventralen Masse des Seitenrumpfmuskels. Nach Abgabe eines feinen Ästchens für den Pharynx gabelt sich der Truncus in seine beiden Endzweige: den Truncus intestinalis (*in*) und den Ramus pharyngeus inferior (*phi*).

Der Truncus intestinalis (*in*) gibt einen Zweig für den Oesophagus ab und bildet dann ein Ganglion intestinale (*Gin*), welches auch Stannius (1849, S. 91) bei *Belone* und Handrick (1901, S. 27) bei *Argyropelecus* fanden. Der aus dem Ganglion hervorgehende Nerv sendet noch einige Zweige zum Oesophagus und

begibt sich dann selbst zum Verdauungsrohr. Er verläuft an demselben schwanzwärts.

Der Ramus pharyngeus inferior (*phi*) zerfällt bei *Cyclothone* in den eigentlichen Ramus pharyngeus inferior und ein etwas dünneres Zweiglein (*phi'*). Beide verlaufen um den Schlund herum, wo sie sich teils in der Muskelwand, teils in der Schleimhaut verschiedentlich verzweigen. Gegen das Ende ihres Verlaufs vereinigen sie sich wieder zu einem Stämmchen.

Die Spino-occipital-Nerven.

Die spino-occipitalen Nerven, »Übergangsnerven« (Gegenbaur), »Postvagalnerven« (Haller) repräsentieren in Beziehung auf ihren Ursprung, Verlauf und ihre periphere Verbreitung eine den Spinalnerven gleiche Gruppe von Nervenwurzeln, die aber im Bereiche des Gehirns und zwar hinter dem N. vagus und vor dem ersten freien Spinalnerven ihren Ursprung nehmen und durch die Wand der Occipitalregion des Schädels austreten (vgl. Fürbringer, 1896, S. 353). Fürbringer erwarb sich um die Kenntnis dieser Nerven große Verdienste und führt für dieselben die Bezeichnung »spino-occipital« ein, wodurch »beiderlei Beziehungen, zum Spinalnervensystem und zum Schädel, zum Ausdruck gebracht werden«. Als Unterabteilungen der spino-occipitalen Nerven unterscheidet er occipitale und occipito-spinale Nerven; beide Gruppen waren einmal reine Spinalnerven. »Occipitale, occipito-spinale und freie spinale Nerven sind . . . an sich gleichartige, homodyname Gebilde; nur die Art der Assimilation der sie begrenzenden Skelettelemente hat zu ihrer Unterscheidung geführt. Bei den occipitalen Nerven ist der Prozeß der Assimilation schon bei den primitiven Selachiern beendet; bei den occipito-spinalen Nerven spielt er sich noch unter unsern Augen bei gewissen höheren Selachiern (Rosenberg) und bei allen andern höherstehenden Wirbeltieren mit Ausnahme der Amphibien ab; bei den spinalen Nerven besteht die ursprüngliche Freiheit der Wirbel fort« (Fürbringer, 1896, S. 548). Bei den Teleostiern sind die occipitalen Nerven vollständig rückgebildet, und auch der erste occipito-spinale Nerv ist bereits verschwunden, während noch zwei occipito-spinale Nerven vorhanden sind (Fürbringer, 1896, S. 465, 543). Hieraus ergibt sich, daß schon bei den Selachiern Reduktionserscheinungen an den spino-occipitalen Nerven auftreten, die von vorn nach hinten fortschreiten und in der aufsteigenden Fischreihe und von da bis zu den Säugetieren zu verfolgen sind. Diese Reduktionserschei-

nungen werden nach Fürbringer bewirkt durch das »Zusammenwirken des rostralwärts gehenden Vorschiebens der von Spinalnerven versorgten Elemente mit der hohen Ausbildung der Rami lateralis und sonstiger Hautäste der Gehirnnerven (Trigeminus, Acustico-facialis, Glossopharyngeus, Vagus)« und die fortschreitende Rückbildung ihrer Endorgane.

Bei diesem Reduktionsprozeß geht die Rückbildung der dorsalen Wurzel voraus (Fürbringer, 1896, S. 541—543).

Cyclothone hat, wie *Argyropelecus* (Handrick, 1901, S. 27, 28), zwei spino-occipitale Nerven (Fig. 2, 4; *os.b*, *os.c*), welche auf Grund des Vorhergehenden den occipito-spinalen Nerven zuzuzählen sind; es handelt sich um den zweiten und dritten Occipito-spinalnerven Fürbringers (*b*, *c*).

Die beiden Occipito-spinalnerven (*os.b*, *os.c*) von *Cyclothone* verlassen immer getrennt den Schädel bzw. den sogenannten »cranio-vertebralen Komplex« (Fürbringer, 1896, S. 466), wie das nach Fürbringer als typisch für alle Physostomen gilt, zu denen auch *Cyclothone* gehört (vgl. Handrick, 1901, S. 28).

Der Abgang des ersten occipito-spinalen Nerven (*os.b*) von der Medulla oblongata, sowie der Durchtritt durch die häutige Wand der Occipitalregion des Craniums erfolgt hinter dem Nervus vagus, gleich hinter dem eigentlichen Schädel. Es handelt sich um ein »zurückgebildetes, feines Nervenfädchen« (Handrick, 1901, S. 28), das nur noch eine und zwar die ventrale Wurzel besitzt. Der Abstand zwischen dem Abgange dieses vorderen occipito-spinalen Nerven (*os.b*) und dem des Nervus vagus von der Oblongata ist ein größerer, als bei andern tiefstehenden Teleostiern, was auch Handrick (1901, S. 29) bei *Argyropelecus* festgestellt hat. Gleichwohl ist eine Annäherung der occipito-spinalen Nerven von *Cyclothone* an den N. vagus vor sich gegangen. Fürbringer (1896, S. 466) sagt hierüber: »Alle diese Verhältnisse bekunden deutlich die bei den Teleostiern weiter vorgeschrittene Vorwärtswanderung der occipito-spinalen Nerven und die Zusammenziehung des occipito-spinalen Schädelbereiches.«

Gleich nach seinem Austritte aus dem sogenannten »cranio-vertebralen Komplexe« zerfällt der vordere Occipito-spinalnerv von *Cyclothone* (*os.b*) in zwei Ästchen (*do*, *ve*), welche nach Art der Rami dorsales und ventrales der freien Spinalnerven zu der Muskulatur

verlaufen. Außer diesen beiden Stämmchen findet sich bei *Cyclothone* noch ein drittes Ästchen (*me*), welches schwächer als die beiden andern ist und sich wie ein Ramus medius eines freien Spinalnerven verhält. Es löst sich aber nicht wie die Rami medii von dem Ramus ventralis ab (Stannius, 1849, S. 120), sondern von dem Ramus dorsalis. Eine Vereinigung des ventralen Astes vom vorderen occipito-spinalen Nerven (*os.b*) mit dem des nächstfolgenden, die Fürbringer (1896, S. 467, Taf. VIII Fig. 5) beschreibt und darstellt, konnte ich bei *Cyclothone* nicht ermitteln. Handrick (1901, S. 28) fand bei *Argyropelecus* nur einen Ramus dorsalis und medius, den ventralen Ast vermißt er vollkommen. Dieser rückgebildete Nerv (*os.b*) ist nach Fürbringer als zweiter occipito-spinaler Nerv aufzufassen, er ist das Homologon des zweiten occipito-spinalen Nerven von *Amia* (Fürbringer, 1896, S. 465).

In kurzem Abstande von dem vorderen occipito-spinalen Nerven (*os.b*) entspringt der zweite occipito-spinale Nerv (*os.c*) von *Cyclothone* aus dem verlängerten Marke. Er ist stärker als der vorhergehende, aber etwas schwächer als der zunächst folgende, freie Spinalnerv. Auch dieser Nerv (*os.c*) hat bei *Cyclothone* nur eine Wurzel, die nach ihrem Ursprunge von der Oblongata als ventrale Wurzel anzusprechen ist. Bald nach seinem Ursprunge teilt sich der hintere Occipito-spinalnerv (*os.c*) in einen Ramus dorsalis (*do*) und Ramus ventralis (*ve*). Diese beiden Äste treten durch die häutige Membran der seitlichen Occipitalregion. Der Ramus medius (*me*) löst sich vom Ramus ventralis sogleich nach dessen Entstehen (Stannius, 1849, S. 120). Der hintere Occipito-spinalnerv von *Argyropelecus* hat zwei vollständig entwickelte Wurzeln. »Die dorsale, dünne Wurzel hat an der Stelle ihrer Vereinigung mit der ventralen, dicken Wurzel ein Ganglion, genau wie die folgenden freien Spinalnerven« (Handrick, 1901, S. 28). Nach meinem Befunde bei *Cyclothone* ist dessen dorsale Wurzel mit dem Ganglion vollständig verkümmert. Der sekundäre Rückbildungsprozeß, welcher zuerst die dorsalen Wurzeln befällt (S. 672), hat bei meinem Tiefseeteleostier somit noch weitere Ausdehnung angenommen, als bei andern Teleostiern, indem ihm auch die dorsale Wurzel und das Ganglion des hinteren occipito-spinalen Nerven (*os.c*) zum Opfer gefallen sind.

Auch nach Fürbringer (1896, S. 466) hat dieser Nerv »stets

eine ventrale und dorsale Wurzel, letztere mit einem Ganglion versehen«, im Gegensatz zu *Cyclothone*.

Nach dem Austritt aus dem »cranio-vertebralen Komplex« verlaufen der Ramus dorsalis und medius in normaler Weise zur Rücken- und Seitenmuskulatur. Der Ramus ventralis (*ce*) dagegen hat zuerst eine Anastomose mit dem N. sympathicus Fig. 26 *os.c*) und vereinigt sich dann mit dem ventralen Aste des ersten freien Spinalnerven *sp 4*); vgl. auch Handrick (1901, S. 29), Fürbringer (1896, S. 467).

Dieser ebenfalls sehr reduzierte Nerv (*os.c*) ist im Fürbringerschen Sinne als dritter occipito-spinaler Nerv zu bezeichnen, das Homologon des dritten occipito-spinalen Nerven von *Amia* (Fürbringer, 1896, S. 465).

Auf diesen hinteren occipito-spinalen Nerven (*os.c*) folgt in größerem Abstande der erste freie Spinalnerv (*sp* 4).

Die beiden occipito-spinalen Nerven (*os.b* und *os.c*) und der erste freie Spinalnerv (*sp* 4) von *Cyclothone* verlassen den »cranio-vertebralen Komplex« »durch eine häutige Membran, welche sich zwischen dem Occipitalknorpelring und dem Bogen des ersten Wirbels ausspannt« (vgl. Sagemehl, 1891, S. 527, Handrick, 1901, S. 29). Die dorsalen Bögen mit ihren Dornfortsätzen fehlen. Der Assimilationsprozeß, der die occipito-spinalen Nerven begrenzenden Skelettelemente (Wirbel bzw. Wirbelbögen) an das Chondrocranium von *Cyclothone* hat eine starke Reduktion, ja einen vollständigen Schwund der betroffenen Elemente zur Folge. Es sind mindestens drei Wirbel mit dem Chondrocranium bei *Cyclothone* verschmolzen, was schon S. 606 genauer beschrieben ist.

Da jedoch die beiden occipito-spinalen Nerven (*os.b*, *os.c*) und der erste freie Spinalnerv (*sp* 4) nicht durch ein und dasselbe Foramen den cranio-vertebralen Komplex verlassen, was infolge der Vorwärtsschiebung dieser Nerven und der Zusammenziehung des occipito-spinalen Schädelbereichs der Fall sein müßte, und da ferner nicht einmal die Austrittsöffnungen dieser drei Nerven in gleicher Querschnittsebene liegen (vgl. Sagemehl, 1891, S. 527: Gadoiden), ist die völlige Rückbildung für die dem Chondrocranium angeschlossenen Wirbelkörper nicht gut annehmbar (vgl. Handrick, 1901, S. 29).

Der Kopfteil des Nervus sympathicus.

Cyclothone weist ein wohl entwickeltes Nervensystem des Sympathicus auf, das in seinem Verbreitungsgebiete eng an die arteriellen Bahnen sich anschließt und wesentlich in seinem Laufe von ihnen bestimmt wird. Man kann hier wie bei allen Teleostiern zwei in der Längsrichtung des Tieres verlaufende, rostro-caudalwärts allmählich konvergierende Grenzstränge deutlich unterscheiden, welche sich bekanntlich in einen Kopf-, Rumpf- und Schwanzteil gliedern lassen.

Im Rahmen dieser Arbeit soll nur der Kopfteil des Grenzstranges, Truncus nervi sympathici (Fig. 26 *gst*), welcher bei *Cyclothone* interessante Verhältnisse darbietet, genauer beschrieben werden. Er liegt wie bei allen Teleostiern außerhalb der Schädelhöhle, worauf Stannius (1849, S. 135) zuerst aufmerksam machte. Wir wollen mit dem am meisten caudalwärts gelegenen letzten Kopfganglion des Sympathicus (*Gsk I*) beginnen[1]. Es ist klein und liegt in der Gegend der für die gemeinsame Lateralis-vagus-Wurzel bestimmten Austrittsöffnung aus dem Schädel (S. 661). Von hier aus verläuft der Grenzstrang (*gst*) von dem der andern Seite etwas divergierend oralwärts, erfährt in der Gegend der Lateralis-glossopharyngeus-Wurzel eine zweite, ungefähr gleich große gangliöse Anschwellung (*Gsk II*) und bildet dann in der Region der Acustico-facialis-Wurzel ein drittes, bedeutend stärkeres Grenzstrangganglion (*Gsk III*). Es ist bei allen Individuen am kräftigsten entwickelt und liegt, wie die beiden andern (*Gsk I* und *Gsk II*), dicht an der Schädelbasis. Aus demselben gehen zwei sympathische Stränge mundwärts, ein etwas kräftigerer Stamm (*gst*) und ein sehr feines Stämmchen (*gst'*).

Der stärkere Strang (*gst*) bildet die Fortsetzung des eigentlichen Grenzstranges. Er begibt sich im Bogen an die laterale Seite der Außenwand des Schädels, wie es die meisten Forscher beschreiben, und schwillt dort, der Schädelbasis angeschmiegt, zu dem vierten Grenzstranggangliön an (*Gsk IV*), welches unmittelbar vor der Austrittsstelle des Truncus nervi facialis liegt. Dann zieht der Grenzstrang (*gst*) dicht über dem Facialisstamm weiter. Inwieweit bei diesem innigen Verhalten ein Faseraustausch zustande kommt, entzieht sich meiner Beobachtung.

[1] Diese Abweichung von der gewöhnlichen Reihenfolge der Beschreibung sei aus Zweckmäßigkeitsgründen gestattet.

Der Grenzstrang bildet bald darauf sein vorderstes, fünftes Kopfganglion (*Gsk V*). Das vorderste Grenzstrangganglion liegt im Bereiche der vorderen Masse des gemeinsamen Trigemino-facialis-Ganglions und steht sowohl mit diesem Ganglion als auch mit dem Truncus hyoideo-mandibularis in Verbindung (vgl. hierüber S. 648, 657).

Die beiden vordersten Grenzstrangganglien des Kopfteils (*Gsk IV* und *Gsk V*) bei *Cyclothone* entsprechen dem mächtigen, vordersten Grenzstrangganglion von *Argyropelecus*, welches wohl auch bei diesem Tiefseeteleostier aus zwei miteinander verschmolzenen Ganglien entstanden sein dürfte, »von denen ursprünglich das eine unter dem Trigeminus, das andre unter dem Facialis gelegen hat« (Handrick, 1901, S. 32). Auch Handrick (1901, S. 32) beschreibt bei *Argyropelecus* eine Verbindung mit dem Ganglion semilunare seu Gasseri und dem Truncus hyomandibularis. Eine Verbindung des Kopfteils des Grenzstranges mit dem N. glossopharyngeus und N. vagus findet bei *Cyclothone* in keiner Weise statt. Denselben Befund hat Handrick (1901, S. 32) bei *Argyropelecus*. Er konnte nicht einmal gangliöse Anschwellungen vom ersten sympathischen Kopfganglion an bis in den Bereich des ersten Spinalnerven im Verlaufe des Grenzstranges beobachten. Im Gegensatz hierzu schreibt Stannius (1849, S. 135): »Der Kopfteil des Grenzstranges steht immer in Verbindung mit den Nn. vagus, glossopharyngeus, facialis.« Der Befund bei *Cyclothone* weicht also von der Norm ab.

Bei meinem Fischchen entfallen auf den Kopfteil des Grenzstranges (*gst*) fünf Ganglien; im Gegensatz dazu findet Handrick (1901, S. 32) bei *Argyropelecus* nur eins, Stannius (1849, S. 135), Bonsdorf (1846, S. 39), Hjelt (1847, S. 9) dagegen mindestens drei Grenzstrangganglien. Chevrel (1889, S. 80, 88) beschreibt, übereinstimmend mit meinen Beobachtungen bei *Cyclothone*, ebenfalls fünf Kopfganglien. »La partie crânienne du céphalique comprend généralement 5 ganglions, ainsi placés d'avant en arrière: le premier sous le trijumeau, le 2e sous le facial, le 3e sous le glossopharyngien, le 4e sous le pneumogastrique et le 5e sous le hypoglosse.«

Es steht jetzt nur noch aus, einen ganz merkwürdigen zweiten sympathischen Grenzstrang zu beschreiben, welchen ich bei *Cyclothone* entdeckte. Aus dem dritten, kräftigsten Grenzstrangganglion (*Gsk III*) geht noch ein sehr feines Stämmchen (*gst'*) hervor (S. 675), welches ich als den mittleren

sympathischen Grenzstrang bezeichnen möchte. Dieses dünne Stämmchen begibt sich, mit dem der andern Seite ein wenig konvergierend, zur Orbita und schließt sich in seinem Verlaufe eng an die Carotis interna an. Auf seinem Wege zur Augenhöhle bildet es drei ganz kleine gangliöse Anschwellungen (*Gsk'*, *''*, *'''*), von denen die erste (*Gsk'*) im Bereiche des Austritts des Nervus facialis aus der Schädelhöhle, die beiden andern (*Gsk''*, *'''*) unmittelbar vor seinem Eintritt in die Orbita, an der Teilungsstelle der Carotis interna, liegen. Von hier aus divergieren die beiden mittleren sympathischen Stränge (*gst'*) voneinander. Es findet bald darauf eine Verbindung mit dem Ramus palatinus statt (Fig. 26, S. 657). Das nunmehr äußerst feine und zarte Stämmchen (*gst'*) zieht, eng an die A. ophthalmica angeschmiegt, weiter oralwärts und scheint schließlich in den unteren Oculomotoriusast einzumünden.

Ein Homologon zu diesem mittleren sympathischen Strange (*gst'*) habe ich in der mir vorliegenden Literatur nirgends entdecken können. Allerdings beschreibt Stannius (1849, S. 137) »außer dem sympathischen Grenzstrange, der sich vom N. facialis bis zum N. vagus erstreckt«, jederseits noch einen den unpaaren Kiemenvenenstamm begleitenden mittleren sympathischen Stamm. Er sagt hierüber: »Von dem sympathischen Ganglion aus, das unter der Austrittsstelle des Nervus glossopharyngeus liegt, begibt sich nämlich ein starker Strang einwärts zum gemeinsamen Kiemenvenenstamm, um neben demselben gerade abzusteigen. In diesen mittleren sympathischen Stamm mündet alsbald ein zweiter, einwärts sich begebender Ast, der von der Verbindungsstelle des Grenzstranges mit dem austretenden N. vagus herstammt. Der so vervollständigte mittlere Sympathicus setzt sich dann später, wo er die Aorta jederseits begleitet, als Rumpfteil des Grenzstranges fort« (Stannius, 1849, S. 137, Taf. V, Fig. 5). Aus dieser Beschreibung geht hervor, daß der mittlere sympathische Stamm bei Stannius mit dem mittleren sympathischen Strang (*gst'*) von *Cyclothone* nicht identisch ist.

Literaturverzeichnis.

1883. Ahlborn, F., Untersuchungen über das Gehirn der Petromyzonten. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XXXIX.
1884. —— Über die Bedeutung der Zirbeldrüse. Ebendaselbst. Bd. XL.
1889. Allis jr., Edward Phelps, The anatomy and development of the lateral line system in Amia calva. Journal of Morphology. Vol. II. No. 3. Boston 1889.
1897. Allis, Edward Phelps, The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in Amia calva. Ebendaselbst. Vol. XII. No. 3. Boston 1897.
1892. Anderson, O. A., Zur Kenntnis des sympathischen Nervensystems der urodelen Amphibien. Zoolog. Jahrbuch. Bd. V.
1813. Arsaky, A., De piscium cerebro et medulla spinali.
1885. Beard, J., On the cranial ganglia and segmental sense organs of fishes. Zoolog. Anzeiger. Bd. VIII. Leipzig.
1887. —— The parietal eye in fishes. Nature. July 14.
1842. Bidder, F. H., und Volkmann, A. W., Die Selbständigkeit des sympathischen Nervensystems, durch anatomische Untersuchungen nachgewiesen. Leipzig.
1882. Bodenstein, E., Der Seitenkanal von Cottus Gobio. Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. XXXVII.
1846. Bonsdorff, E. J., Disquisitio anatomica, nervum trigeminum partemque cephalicam nervi sympathici Gadi Lotae, Linn. cum nervis iisdem apud hominem et Mammalia comparans. Helsingforsiae.
1853. —— Jamförande anatomisk beskrifning af cerebral nerverna hos Raja clavata. Foredr. för Vet.-Societ. den 5. Dec. 1853.
1899. Brandes, G., Die Leuchtorgane der Tiefseefische, Argyropelecus und Chauliodus. Zeitschr. für Naturwiss. Bd. LXXI.
1835. Buechner, G., Mémoire sur le système nerveux du Barbeau. Mémoire d. l. société d. Mus. d'histoire naturelle de Strasbourg. Tome III.
1873. Bugnion, Édouard, Recherches sur les organes sensitifs qui se trouvent dans l'épiderme du Protée et de l'Axolotl. Dissertation inaugurale. Lausanne.
1892. Burckhardt, R., Das Centralnervensystem von Protopterus annectens Berlin.
1892. —— Über das Centralnervensystem der Dipnoer. Verhandl. d. Deutschen Zoolog. Gesellsch. auf d. zweiten Versamml. zu Berlin. Leipzig 1892. A.
1894. —— Der Bauplan des Wirbeltiergehirns. Morph. Arbeiten, herausgegeben von G. Schwalbe. Bd. IV. Heft 2.
1894. —— Zur vergleichenden Anatomie des Vorderhirns bei Fischen. Anat. Anzeiger. Bd. IX.
1894. —— Homologien des Zwischenhirndaches und ihre Bedeutung für die Morphologie des Hirns bei niederen Vertebraten. Ebendaselbst.
1848. Busch, W., De Selachiorum et Ganoideorum encephalo. Dissertatio inauguralis. Berlin.

1774. Camper, Mémoires de mathématique. Tome VI. Paris. (War leider nicht zu erlangen.)
1890. Carrière, Neuere Untersuchungen über das Parietalorgan. Biologisches Centralbl. Bd. IX. 1889—1890.
1814. Carus, C. Gust., Versuch einer Darstellung des Nervensystems, des Gehirns nach ihrer Bedeutung, Entwickelung und Vollendung im thierischen Organismus. Leipzig.
1881. Cattie, J. Th., Vergelyk. anat. en hist. onderz v. de Epiphyse cerebri. Diss. inaug. Leiden.
1882. —— Recherches sur la glande pinéale (Epiphysis cerebri) des Plagiostomes, des Ganoides et des Teléostéens. Archiv. d. Biolog. Vol. III.
1883. —— Über das Gewebe der Epiphyse von Plagiostomen, Ganoiden und Teleostiern. Zur Vertheidigung. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. XXXIX.
1889. Chevrel, R., Sur l'anatomie du système nerveux grande sympathique des Elasmobranches et des poissons osseux. Archiv. d. Zool. Expér. 2. Série. Tome V. Suppl.-bis.
1898. Clapp, Cornelia M., The lateral line system of Batrachus Tau. Journal of Morphol. Vol. XV. No. 2. Boston 1899.
1894. Collinge, W. E., The sensory canal system of fishes. I. Ganoidei. Quarterly Journal of microscopial science. New Ser. XXXVI.
1895. —— On the sensory canal system of fishes Teleostei-Physostomi. Proceedings of the zoological Society of London.
1828. Cuvier, G., et Valenciennes, A., Histoire naturelle des poissons. Tome I. Paris.
1891. Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. XVI. Über die erste Anlage und Entwickelung der Augenmuskelnerven bei Selachiern und das Einwandern von Medullarzellen in die motorischen Nerven. XVII. Nervenfaser und Ganglienzelle. Histogenetische Untersuchungen. Mittheilungen a. d. Zool. Station Neapel. Bd. X. Berlin.
1854. Ecker, A., Anatomische Beschreibung des Gehirns vom karpfenartigen Nilhecht, Mormyrus cyprinoides L. (Festschrift für Tiedemann.) Leipzig.
1893. Edinger, L., Vergleichend-entwickelungsgeschichtliche und anatomische Studien im Bereiche der Hirnanatomie. Anat. Anz. Jahrg. VIII.
1895. —— Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. II. Das Zwischenhirn. 1. Theil: Das Zwischenhirn der Selachier und Amphibien. Abhandlungen der Senckenbergischen naturforsch. Gesellschaft. Bd. XVIII. Heft I. Frankfurt.
1896. —— Zwölf Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane. 5. Aufl. Leipzig.
1900. —— Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane des Menschen und der Thiere. Leipzig. 6. Aufl.
1878. Ehlers, E., Die Epiphyse am Gehirn der Plagiostomen. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XXX. Suppl.
1870. Fée, Felix, Recherches sur le système latéral du nerf pneumo-gastrique des poissons. Mémoires de la société des sciences naturelles de Strasbourg. Tome sixième.
1878. Fritsch, G., Untersuchungen über den feineren Bau des Fischgehirns. Berlin.

1886. Fritsch, Über einige bemerkenswerte Elemente des Centralnervensystems von Lophius piscatorius. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXVII. Bonn.
1890. —— Die elektrischen Fische, die Torpedinen.
1885. Froriep, A., Über Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus; über die genetische Stellung des Vagus zum Hypoglossus und über die Herkunft der Zungenmuskulatur. Archiv für Anat. und Physiol. Anat. Abt. 1885. Leipzig.
1887. —— Über das Homologon der Chorda tympani bei niederen Wirbelthieren. Anat. Anzeiger. II. Jahrgang. 1887.
1891. —— Zur Entwicklungsgeschichte der Kopfnerven. Verhandlungen der anatom. Gesellschaft auf der 5. Versammlung zu München.
1901. —— Über die Ganglienleisten des Kopfes und des Rumpfes und ihre Kreuzung in der Occipitalregion. Archiv für Anat. und Physiologie. Anat. Abt.
1885. Fuchs, S., Zur Anatomie, Physiologie und Entwicklungsgeschichte der Großhirnrinde. Biol. Centralbl. Bd. IV.
1896. Fürbringer, M., Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschrift für Gegenbaur. Bd. III.
1897. Gaupp, E., Die Metamerie des Schädels. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. VII.
1898. —— Zirbel, Parietalorgan und Paraphysis. Ebendaselbst.
1900. —— Alte Probleme und neuere Arbeiten über den Wirbelthierschädel. Ebendaselbst. Bd. X.
1903. —— Zur Entwicklung der Schädelknochen bei den Teleostiern. Verhandl. der anat. Gesellschaft auf der 17. Versammlung in Heidelberg (vom 29. Mai bis 1. Juni 1903).
1871. Gegenbaur, C., Über die Kopfnerven von Hexanchus und ihr Verhältnis zur Wirbeltheorie des Schädels. Jenaische Zeitschr. für Naturwiss. Bd. VI.
1872. —— Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. III. Heft. Das Kopfskelett der Selachier. Leipzig.
1888. —— Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelettes, im Lichte der neueren Untersuchungen betrachtet und geprüft. Morph. Jahrbuch. Bd. XIII.
1898. —— Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Bd. I. Leipzig.
1895. Gehuchten, A. van, Contribution à l'étude du système nerveux des Teléostéens. La Cellule. Tome X.
1895. Giesbrecht, W., Mittheilungen über Copepoden. 8. Über das Leuchten der pelagischen Copepoden und das thierische Leuchten im allgemeinen. Mittheilungen aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. XI.
1846. Girgensohn, O. G. L., Anatomie und Physiologie des Fischnervensystems. Eingesandt 1843. Mémoires présentés à l'Académie etc.
1893. Golgi, C., Nervensystem. (Referat.) Anat. Hefte. Zweite Abt. II. für 1892. Wiesbaden.
1884. Goronowitsch, N., Studien über die Entwicklung des Medullarstranges bei Knochenfischen. Morph. Jahrbuch. Bd. X.
1888. —— Das Gehirn und die Cranialnerven von Acipenser ruthenus. Ebendaselbst. Bd. XIII.

1896. Goronowitsch, N., Der Trigemino-Facialiskomplex von Lota vulgaris. Festschrift für Gegenbaur. Bd. III.
1835. Gottsche, M. C., Vergleichende Anatomie des Gehirns der Grätenfische. Müllers Archiv.
1886. Günther, Alb., Handbuch der Ichthyologie. Wien.
1766. Haller, A. von, De cerebro avium et piscium ad Academicam Batavam XXXVI. (Halleri opera minora. Tom. III.)
1891. Haller, Béla, Über das Centralnervensystem, insbesondere über Rückenmark von Orthagoriscus mola. Morph. Jahrbuch. Bd. XVII.
1896. —— Der Ursprung der Vagusgruppe bei Teleostiern. Festschrift für Gegenbaur. Bd. III.
1898. —— Untersuchungen über die Hypophyse und die Infundibularorgane. Morph. Jahrbuch. Bd. XXV.
1898. —— Vom Bau des Wirbelthiergehirns. I. Theil. Salmo und Scyllium. Ebendaselbst. Bd. XXVI.
1901. Handrick, K., Zur Kenntnis des Nervensystems und der Leuchtorgane von Argyropelecus hemigymnus. Zoologica. Orig.-Abhandl. Gesamtgebiete der Zoologie. Herausgegeben v. C. Chun. Heft 32. Bd. XIII. Lief. I. Stuttgart.
1891. Herrick, L. C., Topography and Histology of the brain of certain Ganoid. fishes (Lepidosteus and Polyodon). Journal of comp. Neurol. I. Granville.
1897. Hertwig, R., Lehrbuch der Zoologie. Jena.
1891. Hill, Ch., Development of the epiphysis in Coregonus albus. Journal of Morph. Vol. V.
1894. —— The epiphysis of Teleosts and Amia. Ebendaselbst. Vol. IX.
1847. Hjelt, O. E. A., In systema nervorum sympathicum Gadi Lotae Linn. observationes. Helsingforsiae.
1860. Hoffmann, C. E. E., Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Nervus vagus bei Fischen. Gießen.
1884. Hoffmann, C. K., Zur Ontogenie der Knochenfische. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXIII.
1891. Holt, W. E. C., Observations upon the development of the Teleostean brain with especial reference to that of Clupea Harengus. Zool. Jahrbuch. Abth. für Anat. und Ontog. der Thiere. Bd. IV.
1866. Hyrtl, Jos., Der Seitenkanal von Lota. Wiener Sitzungsberichte.
1899. Johann, Leop., Über eigenthümliche epitheliale Gebilde (Leuchtorgane) bei Spinax niger. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LXVI.
1900. Kalberlah, Fr., Über das Rückenmark der Plagiostomen. Inaug.-Diss. Leipzig.
1897. Kingsburg, B. F., The encephalic evaginations in Ganoids. Journ. of comparat. Neurol. Vol. VII.
1850. Klaatsch, H. M. A., De cerebris piscium ostacanthorum aquas nostras incolentium. Dissertatio. Halis Saxonum. 1850.
1893. Klinckowström, A. von, Beiträge zur Kenntnis des Parietalauges. Zool. Jahrbuch. Bd. VII. Abt. für Anat. und Ontog. der Thiere.
1893. —— Die Zirbel und das Foramen parietale bei Callichthys (asper und littoralis). Anat. Anzeiger. Bd. VIII. Jena.
1882. Krause, W., Über die Doppelnatur des Ganglion ciliare. Morph. Jahrb. Bd. VII.

1892. Kupffer, C. von, Entwicklungsgeschichte des Kopfes. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Anat. Hefte. Bd. II.

1893. —— Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. Heft I. Die Entwicklung des Kopfes von Acipenser sturio. München.

1865. Leuckart, R., Über muthmaßliche Nebenaugen bei einem Fische. Bericht über die Versammlung deutscher Naturforscher.

1850. Leydig, Fr., Über die Schleimkanäle der Knochenfische. Müllers Arch. für Anat. und Physiol.

1851. —— Über die Nervenknöpfe in den Schleimkanälen von Lepidoleprus usw. Ebendaselbst.

1853. —— Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin.

1868. —— Über Organe eines sechsten Sinnes. Novorum actorum Academiae Caesarae Leopold.-Carol. Germanicae naturae curiosorum. Tom. XXXIV. Dresden.

1879. —— Neue Beiträge zur anatomischen Kenntnis der Hautdecke und der Hautsinnesorgane der Fische. Jubiläumsband der Halle'schen naturf. Gesellschaft. Halle a. d. S.

1881. —— Die augenähnlichen Organe der Fische. Bonn.

1891. Malme, Gust. O. A. N., Studien über das Gehirn der Knochenfische. Bihang Till K. Svenska Vet. Akad. Handlingar. Bd. XVII. Afd. IV. No. 3. Stockholm.

1884. Maurer, F., Ein Beitrag zur Kenntnis der Pseudobranchien der Knochenfische. Morph. Jahrbuch. Bd. IX.

1864. Mayer, F. J. C., Über den Bau des Gehirns der Fische in Beziehung auf eine darauf gegründete Eintheilung dieser Thierklasse. Verhandlungen der kaiserl. Leopoldino-Carolinischen deutsch. Akademie der Naturf. Dresden. Bd. XXX.

1897. Mayer, F., Das Centralnervensystem von Ammocoetes. Anat. Anzeiger. Bd. XIII.

1882. Mayser, P., Vergleichend-anatomische Studien über das Gehirn der Knochenfische mit besonderer Berücksichtigung der Cyprinoiden. Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. XXXVI.

1880. Merkel, Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere. Rostock.

1815. Muck, Dissertatio de ganglio ophthalmico et nervis ciliaribus. Landshut.

1837. Müller, Joh., Über den eigenthümlichen Bau des Gehörorgans bei den Cyclostomen mit Bemerkungen über die ungleiche Ausbildung der Sinnesorgane bei den Myxinoiden. (Fortsetzung der vergleichenden Anatomie der Myxinoiden.) Abhandl. der Berliner Akad. der Wiss. Berlin.

1840. —— Vergleichende Neurologie der Myxinoiden. Abhandl. der k. Akad. der Wiss. vom 15. Februar 1838. Berlin 1840.

1846. —— Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden und das natürliche System der Fische. Ebendaselbst aus dem Jahre 1844. Berlin 1846.

1871. Müller, W., Über die Entwicklung und Bau der Hypophysis und des Processus infundibuli cerebri. Jenaische Zeitschrift. Bd. VI.

1898. Neal, H. V., The segmentation of the nervous system in Squalus Acanthias. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. Vol. XXXI. No. 7. Cambridge.
1895. Neumayer, L., Histologische Untersuchungen über den feineren Bau des Centralnervensystems von Esox lucius etc. Archiv für mikr. Anat. und Entwickl. Bd. XLIV.
1892. Obersteiner, H., Anleitung zum Studium des Baues der nervösen Centralorgane. II. Aufl. Leipzig und Wien.
1873. Oellacher, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XXIII.
1826. Otto, Über die Gehörorgane des Lepidoleprus tachyrhynchus und coelorhynchus. Zeitschrift für Physiologie.
1888. Owsjánnikow, Ph., Über das dritte Auge bei Petromyzon fluviatilis nebst einigen Bemerkungen über dasselbe Organ bei andern Thieren. Mém. de l'Acad. impér. des sciences de St. Pétersbourg. VII. Série. Tome XXXVI.
1873. Parker, W. K., On the structure and development of the skull in the Salmon. Philosophical Transactions of the Royal society of London.
1882. —— On the development of the skull in Lepidosteus osseus. Philos. Transact. Vol. CLXXIII.
1882. —— On the structure and development of the skull in Sturgeons (Acipenser ruthenus and Acipenser sturio). Ebendaselbst.
1882. Parker, W. N., and Balfour, F. M., On the structure and development of Lepidosteus. Ebendaselbst.
1891. Plessen, Jos. v., und Rabinovicz, J., Die Kopfnerven von Salamandra maculata im vorgerückten Embryonalstadium. München.
1894. Pinkus, F., Über einen noch nicht beschriebenen Hirnnerven des Protopterus annectens. Anat. Anzeiger. Bd. IX.
1880. Rabl-Rückhard, H., Das gegenseitige Verhältnis der Chorda, Hypophysis und des mittleren Schädelbalkens bei Haifischembryonen, nebst Bemerkungen über die einzelnen Theile des Fischgehirns. Morph. Jahrbuch. Bd. VI.
1882. —— Zur Deutung und Entwicklung des Gehirns der Knochenfische. Archiv für Anat. und Physiol. Anat. Abth.
1883. —— Das Großhirn der Knochenfische und seine Anhangsgebilde. Ebendaselbst.
1883—1884. —— Weiteres zur Deutung des Gehirns der Knochenfische. Biol Centralbl. Bd. III.
1885. —— Das Gehirn der Knochenfische. Ebendaselbst. Bd. IV.
1886. —— Zur Deutung der Zirbeldrüse. Zool. Anzeiger. Bd. IX.
1893. —— Der Lobus olfactorius impar der Selachier. Anat. Anzeiger. Jahrg. 8.
1885. Ranvier, L., Über Neuroglia. Archives de physiologie normale et pathologique. 1883. Ref. Biol. Centralbl. Bd. IV. 1885.
1873. Reichenheim, M., Beiträge zur Kenntnis des elektrischen Centralorgans von Torpedo. Archiv für Anat. und Physiol.
1881. Retzius, G., Das Gehörorgan der Wirbelthiere. I. Gehörorgan der Fische und Amphibien. Stockholm.
1894. —— Über das Ganglion ciliare. Anat. Anzeiger. Bd. IX.
1891. Rex, Beiträge zur Morphologie der Hirnnerven der Elasmobranchier. Morph. Jahrbuch.

1893. Ritter, W. E., On the eyes, the integumentary sense papillae, and the integument of the San Diego Blind Fish. (Typhlogobius Californiensis Steindachner.) Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. Vol. XXIV. No. 3. Cambridge.
1877. Rohon, J. V., Das Centralorgan des Nervensystems der Selachier. Denkschriften der Wiener Akademie. Math.-naturwiss. Klasse. Bd. XXXVIII.
1896. Ruge, G., Über das peripherische Gebiet des Nervus facialis bei Wirbelthieren. Festschrift für Gegenbaur. Bd. III.
1882. Sagemehl, M., Untersuchungen über die Entwicklung der Spinalnerven. Inaugural-Dissertation. Dorpat.
1884. —— Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. I. Das Cranium von Amia calva. Morph. Jahrbuch. Bd. IX.
1885. —— Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. III. Das Cranium der Characiniden nebst allgemeinen Bemerkungen über die mit einem Weber'schen Apparate versehenen Physostomenfamilien. Ebendaselbst. Bd. X.
1891. —— Dasselbe. IV. Das Cranium der Cyprinoiden. Herausgegeben von C. Gegenbaur und H. Klaatsch. Ebendaselbst. Bd. XVII.
1878. Sanders, Alf., XXII. Contributions to the anatomy of the central nervous system in vertebrate animals. Part I. — Ichthyopsida. Section I. — Pisces. Subsection I. — Teleostei. Philosophical Transactions.
1882. —— Dasselbe. Part I. — Ichthyopsida. Section I. — Pisces. Subsection I. — Teleostei. Appendix. Ebendaselbst.
1886. —— XVIII. Contributions etc. Part I. — Ichthyopsida. Section I. — Pisces. Subsection I. — Teleostei. Ebendaselbst.
1894. Schaper, Alf., Die morphologische und histologische Entwicklung des Kleinhirns der Teleostier. Morph. Jahrbuch. Bd. XXI.
1893. —— Zur feineren Anatomie des Kleinhirns der Teleostier. Anat. Anz. Jahrg. 8.
1882. Schneider, H., Die Augenmuskelnerven der Ganoiden. Jenaische Zeitschrift. Bd. XV.
1861. Schulze, F. E., Über die Nervenendigungen in den sogenannten Schleimkanälen der Fische und über entsprechende Organe der durch Kiemen athmenden Amphibien. Archiv für Anat. und Physiol.
1863. —— Über die becherförmigen Organe der Fische. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XII.
1870. —— Über die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien. Zeitschrift für mikr. Anatomie. Bd. VI.
1879. Schwalbe, G., Das Ganglion oculomotorii. Jenaische Zeitschr. Bd. XIII.
1854. Siebold und Stannius, Handbuch der Zootomie. Bd. II. Die Wirbelthiere. Aufl. 2.
1880. Solger, B., Neue Untersuchungen zur Anatomie der Seitenorgane der Fische. II. Die Seitenorgane der Selachier. III. Die Seitenorgane der Knochenfische. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XVII und XVIII.
1897. Stahr, H., Zur Funktion der Seitenorgane. Eine Beobachtung an chinesischen Zierfischen. Biol. Centralblatt. Bd. XVII. Nr. 7.
1842. Stannius, H., Über das peripherische Nervensystem des Dorsch (Gadus callarius). Müller's Archiv.
1843. —— Über den Bau des Gehirns des Störs. Ebendaselbst.
1846. —— Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Berlin.

1849. Stannius, H., Das peripherische Nervensystem der Fische. Rostock.
1886. Steiner, J., Über das Großhirn der Knochenfische. Math. und naturwiss. Mitth. Akad. Berlin.
1888. —— Die Funktionen des Centralnervensystems und ihre Phylogenese. Zweite Abth.: Die Fische. Braunschweig.
1861. Stieda, L., Über das Rückenmark und einzelne Theile des Gehirns von Esox lucius L. Inaugural-Dissertation. Dorpat.
1868. —— Studien über das centrale Nervensystem der Knochenfische. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XVIII.
1873. —— Über den Bau des Rückenmarks der Rochen und Haie. Ebendaselbst. Bd. XXIII.
1873. —— Über die Deutung der einzelnen Theile des Fischgehirns. Ebendaselbst. Bd. XXIII.
1882. Stöhr, Ph., Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfskeletts der Teleostier. Festschrift zur dritten Säkularfeier der Alm. Jul. Max. Würzburg. Bd. II.
1893. Studnička, F. Ch., Sur les organes pariétaux de Petromyzon Planeri. Prague.
1893. —— Zur Morphologie der Parietalorgane der Cranioten. Referat von Vejdovský im Zool. Centralblatt. Jahrg. I.
1894. —— Zur Lösung einiger Fragen aus der Morphologie des Vorderhirns der Cranioten. Anat. Anzeiger. Jahrg. 9.
1899. —— XXXVII. Über den feineren Bau der Parietalorgane von Petromyzon marinus L. Sitzungsberichte der Königl. böhm. Gesellsch. der Wiss. Math.-naturwiss. Klasse. Prag.
1832. Treviranus, Die Erscheinungen und Gesetze des organischen Lebens. II, 1.
1879. Ussow, M., Über den Bau der sogenannten augenähnlichen Flecken einiger Knochenfische. Bulletin de la société impériale des naturalistes de Moscou. Tome LIV.
1878. Vetter, B., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. a) Jenaische Zeitschrift. Bd. VIII. b) Daselbst. Bd. XII.
1885. Vossius, Beiträge zur Anatomie des N. opticus. Biol. Centralbl. Bd. IV.
1873. Vrolik, A. J., Studien über die Verknöcherungen und die Knochen des Schädels der Teleostier. Niederl. Archiv für Zoologie. Bd. I.
1817. Weber, E. H., Anatomia comparata nervi sympathici. Lipsiae.
1820. —— De aure et auditu hominis et animalium. I. Lipsiae.
1827. —— Über das Geschmacksorgan des Karpfen und den Ursprung seiner Nerven. Archiv für Anat. und Physiol.
1827. —— Über vier Längsnerven bei einigen Fischen, bei denen zwei von dem Trigeminus und zwei von dem Vagus entspringen, die die ganze Länge des Rumpfes durchlaufen. Ebendaselbst.
1880. Wiedersheim, R., Das Gehirn von Ammocoetes und Petromyzon. Morph. Studien. Jena. Jenaische Zeitschrift. Bd. XIV.
1898. —— Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.
1902. —— Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 5. Aufl. Jena.
1883. Wijhe, J. W. van, Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Verhandl. der K. Akad. der Wiss. zu Amsterdam. Bd. XXII und XXIII.

1886. Wijhe, J. W. van, 1) Über die Kopfsegmente und die Phylogenie des Geruchsorgans der Wirbelthiere. Zool. Anzeiger.
1884. Wright, R., On the nervous system and sense organs of Amiurus. Proceedings of the Canadian Institute Toronto.
1882. Ziegler, E., Die embryonale Entwicklung von Salmo salar. Inaugural-Dissertation. Freiburg i. B.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIV—XVI.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

A Augenhöhle,
a Anastomose des Sympathicus mit dem Ganglion trigemino-faciale,
a' Anastomose des Sympathicus mit dem Truncus hyoideo-mandibularis,
a'' Anastomose zwischen Ramus buccalis und dem Connectivast der Rami maxillares,
α Ramus praetrematicus eines Ramus branchialis nervi vagi,
A.B äußerer Bogengang,
ab Nervus abducens,
β Ramus posttrematicus eines Ramus branchialis nervi vagi,
bc Ramus buccalis,
bc' Ast des Ramus buccalis,
Bl Blutgefäß,
Bol Bulbus olfactorius,
Br Truncus branchio-intestinalis,
br I, II, III Ramus branchialis I, II, III,
γ Ramus pharyngeus eines Ramus branchialis nervi vagi,
c.a Commissura anterior,
c.h Commissura habenularis,
c.t Commissura transversa Halleri,
Ctr Stammteil des Hinterhirns,
δ Ramus posterior des vierten Kiemenbogens,
do Ramus dorsalis eines occipito-spinalen Nerven,
E' Pinealbogen,
E'' Parapinealorgan,
E'nd Endteil des Pinealorgans,
E''nd Endteil des Parapinealorgans,
E'st Stiel des Pinealorgans,
E''st Stiel bzw. Schlauch des Parapinealorgans,
F Fontanelle des Schädeldaches,
fac Truncus nervi facialis,
Ga Ganglion acusticum,
Gbr I, II Ganglion des Ramus branchialis I, II,
Gh Ganglion habenulae,
Gin Ganglion intestinale,
Glt Ganglion nervi lateralis,
Gph Ganglion nervi glossopharyngei,
Grsa Ganglion Ramuli sacculi,
GsK I—V sympathische Grenzstrangganglien des Kopfteils des Grenzstranges *gst*,
GsK',","' sympathische Grenzstrangganglien des Kopfteils des Grenzstranges *gst'*,
Gsp Ganglion spinale,
Gsr 1, 2, 3 sympathische Grenzstrangganglien des Rumpfteils,
gst / *gst'* Grenzstränge des Sympathicus,
Gtf Ganglion trigemino-faciale,
Gva Ganglion nervi vagi,
H.B hinterer Bogengang,
H.H Hinterhirn,
hm Truncus hyoideo-mandibularis,
Hmd Hyomandibulare,
Hth Hypothalamus,
Hy Hypophysis cerebri,
hy Ramus hyoideus,
Hyst Stiel der Hypophysis cerebri,
I Infundibulum,
in Truncus intestinalis,

Is Septum interorbitale,
Knb Knorpelbögen über den Ausbuchtungen für die Bogengänge,
Lf Längsfurche,
Li Lobi inferiores,
Ll Lobi laterales,
Lp Lobi posteriores,
Lpl Längsplatte zwischen den Schädeldachfontanellen,
lt N. lateralis,
Lv Lobi vagales,
m motorischer Ast des Nervus facialis,
m'-''' Muskeläste des Ramus maxillaris inferior,
md Ramus mandibularis,
mde äußerer Unterkieferast des Ramus mandibularis,
mdi innerer Unterkieferast des Ramus mandibularis,
me Ramus medius eines occipito-spinalen Nerven,
M.H Mittelhirn,
mi Ramus maxillaris inferior,
mie äußerer Ast des Ramus maxillaris inferior,
mii innerer Ast des Ramus maxillaris inferior,
mn Rudiment der Macula acustica neglecta,
Mre Musculus rectus externus,
ms Ramus maxillaris superior,
msi Anastomose zwischen den beiden Rami maxillares,
mso oberer Ast des Ramus maxillaris superior,
msu unterer Ast des Ramus maxillaris superior,
N Geruchsorgan,
N.E' Nerv des Pinealorgans,
N.H Nachhirn,
nk Nervenknoten des Nervus trochlearis,
o Otolith,
oc Nervus oculomotorius,
oi Nervus obliquus inferior,
ol Nervus olfactorius,
op Nervus opticus,
oph Ramus ophthalmicus,
os.b zweiter occipito-spinaler Nerv,
os.c dritter occipito-spinaler Nerv,
Pa Pallium,
pa Ramus palatinus,
pb Schleimhautästchen des Truncus hyoideo-mandibularis,
Pg Pituitargrube,
ph Nervus glossopharyngeus,
phi Ramus pharyngeus inferior,
phi' Ast desselben,
pmx Zwischenkieferast des Ramus maxillaris superior,
Ps Parasphenoid,
raa Ramulus ampullae anterioris,
rae Ramulus ampullae externae,
rap Ramulus ampullae posterioris,
rd Ramus dorsalis eines occipito-spinalen Nerven,
rfa Acustico-facialis-Wurzel,
ri Nervus rectus internus,
rif Nervus rectus inferior,
rlt Radix nervi lateralis,
rph Radix nervi glossopharyngei,
rs Nervus rectus superior,
rsa Ramulus sacculi,
rt Radix nervi trigemini,
ru Radix utriculi,
rva Radix nervi vagi,
S Sacculus,
si Sulcus longitudinalis inferior,
sm sensi-motorisches Ästchen des Ramus buccalis,
sp 1 erster freier Spinalnerv,
st Ramus supratemporalis,
Su Sinus utriculi,
Sv Saccus vasculosus,
Tbfa Tuberculum acustico-faciale,
Th Thalamus,
Tl Seitenwülste des Hinterhirns,
T.op Tectum mesencephali,
tr Nervus trochlearis,
trg Truncus nervi trigemini,
Tse Tori semicirculares Halleri,
Ut Utriculus,
Valc Valvula cerebelli,
V.B vorderer Bogengang,
V.c, V III, IV Ventriculus communis, V. tertius, V. quartus,
vc Ramus ventralis eines occipito-spinalen Nerven,
V.H Vorderhirn,
Z.H Zwischenhirn.

Tafel XIV—XVI.

Fig. 1. Das Gehirn von *Cyclothone acclinidens*, aus Querschnitten rekonstruiert: dorsale Ansicht.

Fig. 2. Dasselbe. Ventrale Ansicht mit den Ursprüngen der Gehirnnerven, der occipito-spinalen Nerven und des ersten Spinalnerven.

Fig. 3. Dasselbe. Profilansicht.

Fig. 4. Aus Querschnitten rekonstruierte, schematische Darstellung der Ursprünge der Gehirnnerven, der occipito-spinalen Nerven und des ersten Spinalnerven.

Fig. 5. Aus Querschnitten rekonstruierte, schematische Darstellung der peripheren Verbreitung der Gehirnnerven.
M Muskulatur, ● Leuchtorgane.
Erklärung der Farben: rot: N. trigeminus; grün: N. facialis; blau: N. acusticus; gelb: Vagusgruppe; grau: Gehirn und Rückenmark.

Fig. 6—8. Querschnitte durch den vorderen Teil des Craniums und die Epiphysen.

Fig. 9. Querschnitt durch den mittleren Teil der Epiphysen. Stärker vergrößert.

Fig. 10. Querschnitt durch den vorderen Teil des Craniums — kurz vor dem Beginn des Gehirns — und die Epiphysen.

Fig. 11, 12. Querschnitte durch den vorderen Teil des Gehirns.

Fig. 13. Querschnitt durch den vorderen Teil des Craniums und des Gehirns. Die Hypophysenanlage.

Fig. 14, 15. Querschnitte durch das Vorderhirn und die Ganglia habenulae.

Fig. 16. Querschnitt durch den vorderen Teil des Craniums und das Zwischenhirn.

Fig. 17. Querschnitt durch das Zwischenhirn.

Fig. 18. Querschnitt durch das Cranium und Gehirn in der vorderen Mittelhirnregion. Der Schnitt ist etwas schräg getroffen.

Fig. 19. Dasselbe, etwas weiter caudalwärts.

Fig. 20, 21. Querschnitte durch das Cranium und Gehirn in der Hinterhirnregion.

Fig. 22. Querschnitt durch die Medulla oblongata und die Lobi posteriores.

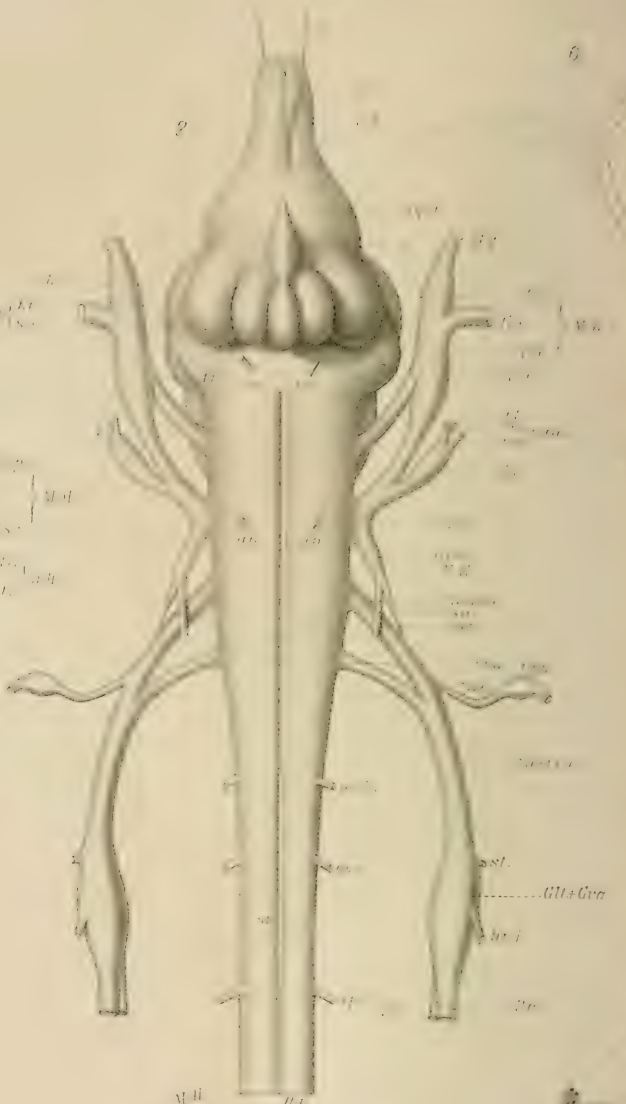
Fig. 23, 24. Querschnitte durch das Cranium und Gehirn in der Region der Medulla oblongata; diese Schnitte liegen weiter caudalwärts als Schnitt Fig. 22.

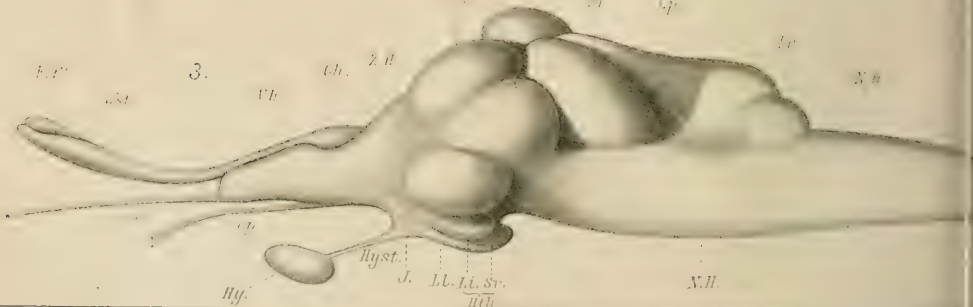
Fig. 25. Dasselbe, wie Fig. 23, 24, weiter caudalwärts.

Fig. 26. Schema der beiden sympathischen Grenzstränge im Kopfe und im Anfangsteile des Rumpfes.

Fig. 27. Skizze von *Cyclothone acclinidens*, viermal vergrößert.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.





lmann in Leipzig.

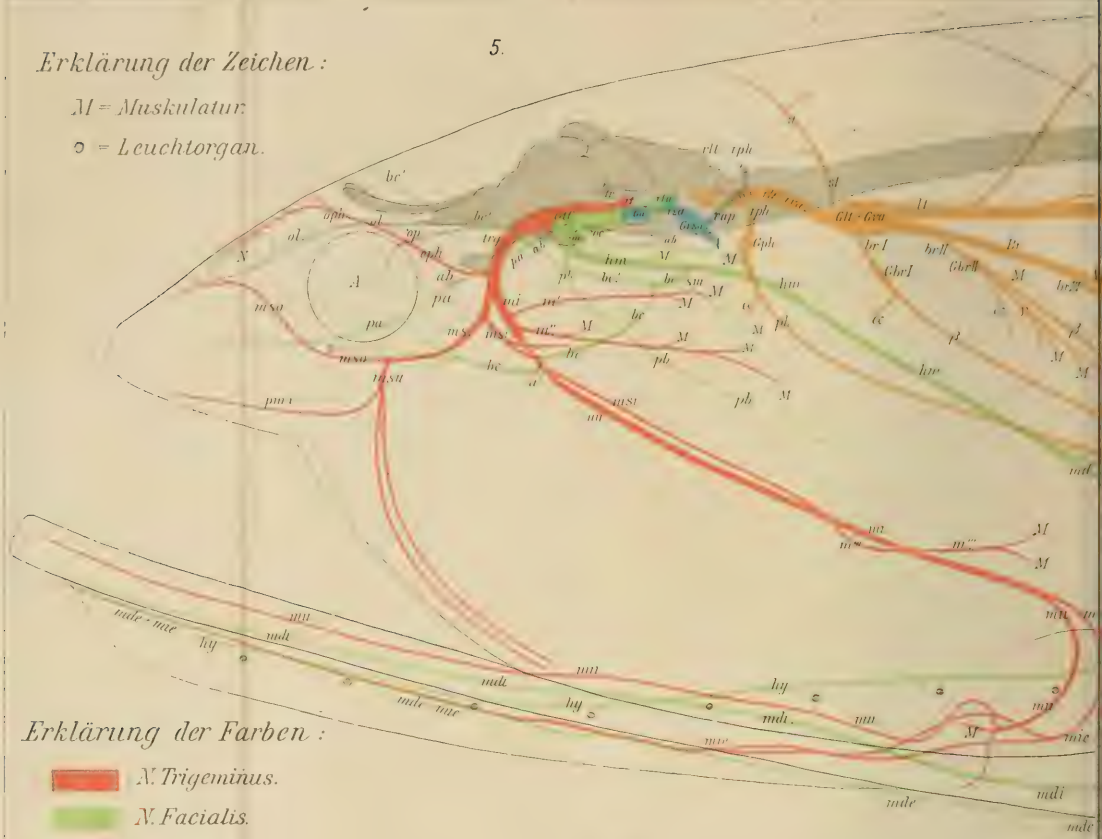
Lith Anst v E A Funke Leipzig.

5.

Erklärung der Zeichen:

M = Muskulatur.

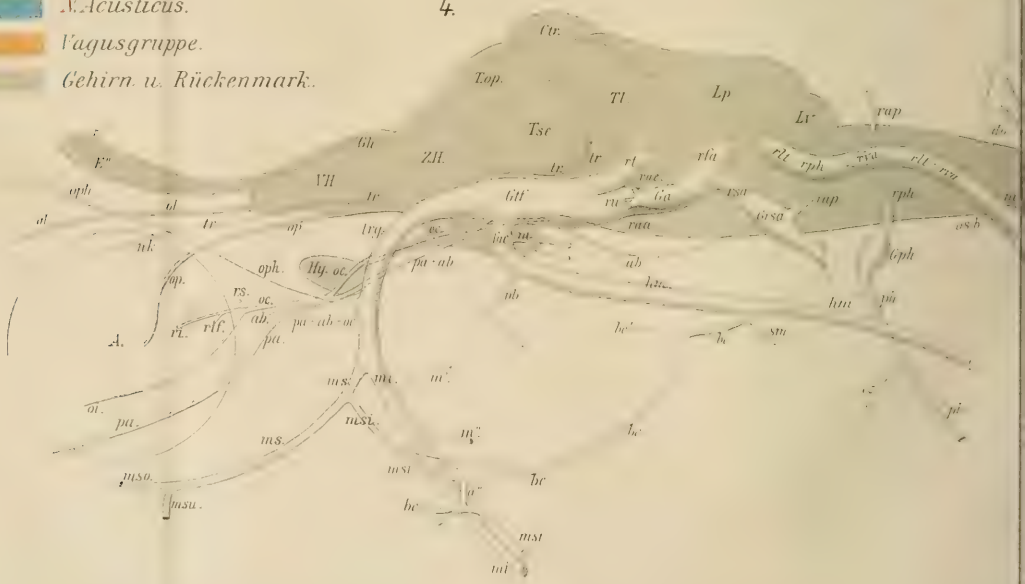
○ = Leuchtorgan.

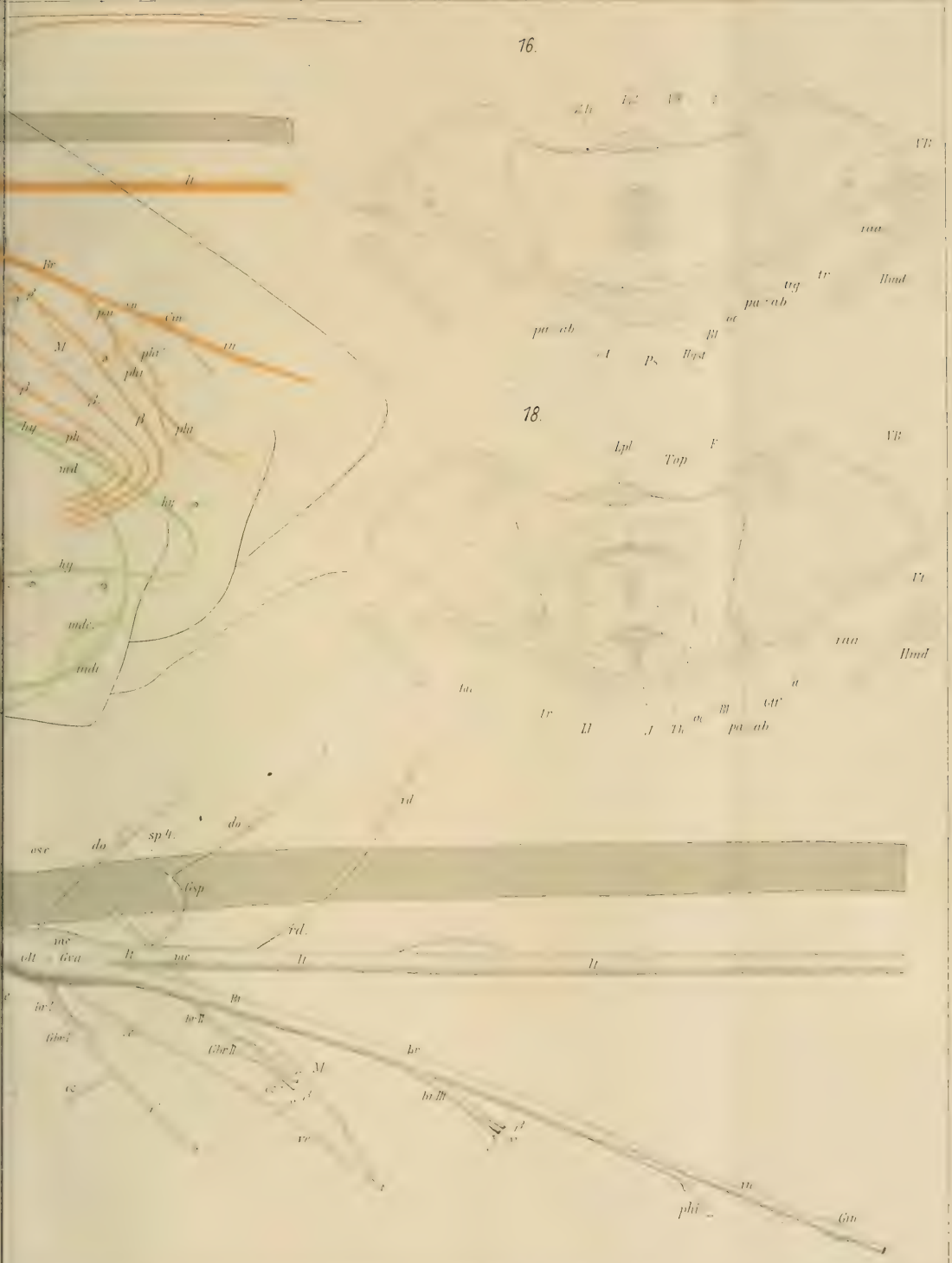


Erklärung der Farben:

- *N. Trigeminus.*
- *N. Facialis.*
- *N. Acusticus.*
- *Vagusgruppe.*
- *Gehirn u. Rückenmark.*

4.

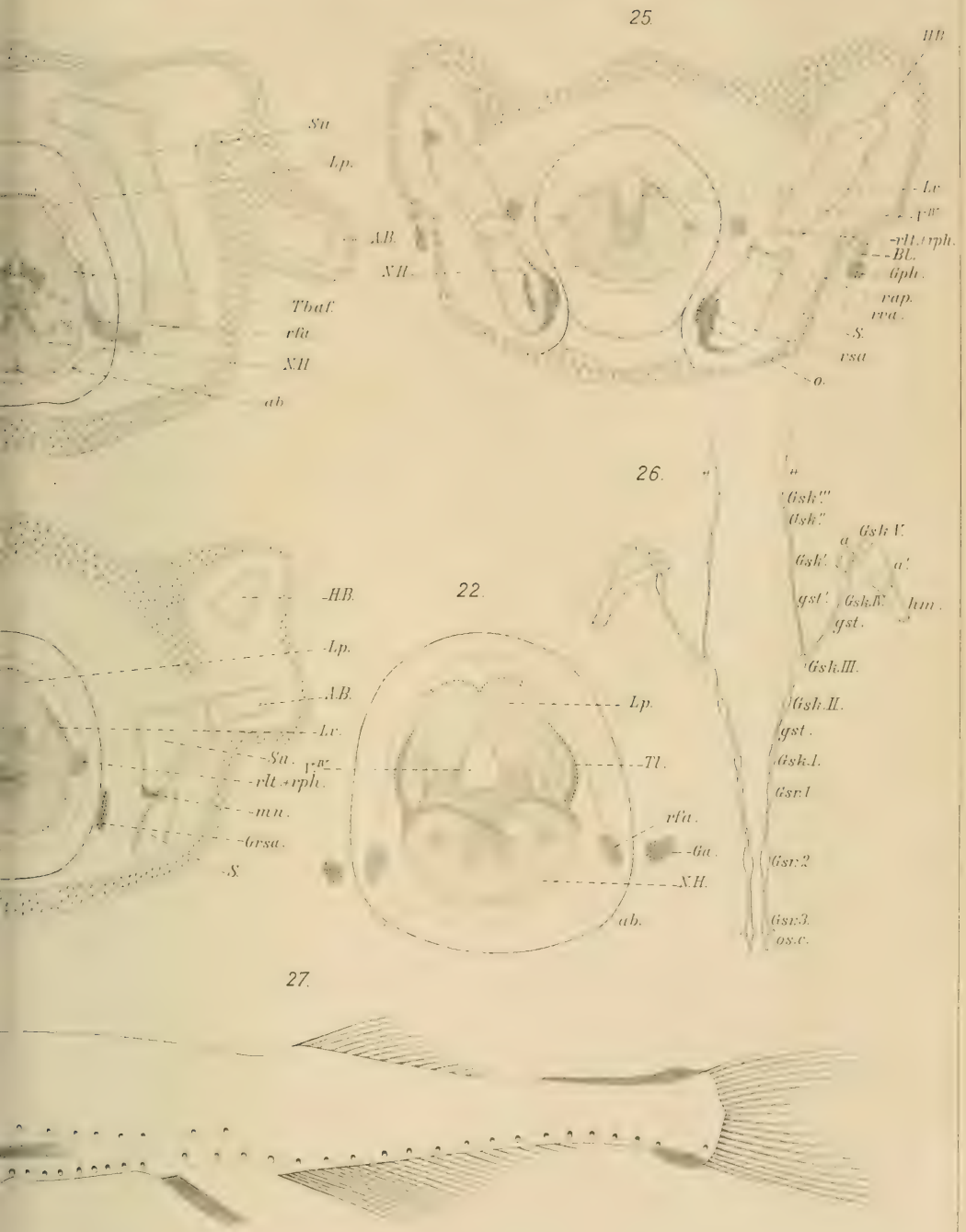




gelmann

Lith Anst v H A Funke Leipzig

19.
Lpl.
Top.
E.
V.B.
Ku.B.
A.B.
rae.
L.E.
Vt.
raa.
gst.
Bl.
Ll.
fac.
ab.
tr.
Bl.
Gtf.
oc.
Lt.
Sc.
20.
Tsc.
Ctr.
Tl.
V.B.
A.B.
L.E.
Valc.
rae.
Vt.
tr.
ru.
raa.
ab.
Gtf.
M.H
oc.
21.
Ctr.
Lp.
V.B.
Tl.
A.B.
Vt.
L.E.
rae.
ru.
raa.
ab.
N.H.
rl.
rfa.
23.
24.


25.
Su
Lp.
A.B.
N.H.
Tbaf.
rfa
N.H
ab
HB
Lv
rlt.+rph.
Bl.
Gph.
rap.
rva.
S.
rsa
o.
26.
Gsk.'''
Gsk.''
Gsk.V.
Gsk.'
a
a'
gst.'
Gsk.IV.
hm.
gst.
Gsk.III.
Gsk.II.
gst.
Gsk.I.
Gsr.1
Gsr.2
Gsr.3.
os.c.
22.
H.B.
Lp.
A.B.
Lv.
Su.
rlt.+rph.
mn.
Grsa.
S.
Lp.
Tl.
rfa.
Ga.
N.H.
ab.
27.

Morphologisches ja

JUN 12 1964 BIN

AMNH LIBRARY
100130361